Postverlagsort Berlin

PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

BEGRÜNDET VON **W. RUHLAND** UND **H. WINKLER**.

UNTER MITWIRKUNG VON
J. BONNER-PASADENA, **A. ERNST**-ZÜRICH, **H. v. GUTTENBERG**-ROSTOCK,
R. HARDER-GÖTTINGEN, **O. RENNER**-MÜNCHEN, **W. SCHUMACHER**-BONN

HERAUSGEGEBEN VON

L. BRAUNER
MÜNCHEN

E. BÜNNING
TÜBINGEN

55. BAND, 2. HEFT
MIT 38 TEXTABBILDUNGEN
(ABGESCHLOSSEN AM 11. JULI 1960)

SPRINGER-VERLAG
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
1960

Planta (Berl.)

Preis DM 24.60

Planta. Archiv für wissenschaftliche Botanik

Begründet 1925. Band 1—34 (1945) herausgegeben von *W. Ruhland* und *H. Winkler*. (Band 1—21, 1934, als „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie", Abteilung E.) Band 35—47. Herausgegeben von *W. Ruhland* und *O. Renner*. Band 48—51. Herausgegeben von *W. Ruhland, L. Brauner* und *E. Bünning*

Die Zeitschrift „Planta", Archiv für wissenschaftliche Botanik, steht in deutscher Sprache oder einer der Kongreßsprachen, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Die eingereichten Arbeiten sollen 2 Druckbogen (à 16 Druckseiten) in der Regel nicht überschreiten.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden sobald wie möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 40. — für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind. Der Autor verpflichtet sich, sie auch nachträglich nicht an anderer Stelle zu publizieren. Mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag geht das Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder einschließlich des Rechts der fotomechanischen Wiedergabe oder einer sonstigen Vervielfältigung an den Verlag über. Jedoch wird gewerblichen Unternehmen für den innerbetrieblichen Gebrauch nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels e. V. und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens die Anfertigung einer fotomechanischen Vervielfältigung gestattet. Wenn für diese Zeitschrift kein Pauschalabkommen mit dem Verlag vereinbart worden ist, ist eine Wertmarke im Betrage von DM 0.30 pro Seite zu verwenden. *Der Verlag läßt diese Beträge den Autorenverbänden zufließen.*

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Leo Brauner, München 19, Menzingerstr. 67, Botanisches Institut der Universität, oder an

Professor Dr. Erwin Bünning, Tübingen, Botanisches Institut der Universität, Wilhelmstraße 5.

Springer-Verlag

Berlin-Wilmersdorf, Heidelberger Platz 3, Fernsprecher 830301
und
Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 28—30, Fernsprecher 27901

55. Band **Inhaltsverzeichnis** 2. Heft

Seite

GEITLER, L., Spontane Rotation und Oscillation des Chromatophors in den Haarzellen und Zoosporangien von *Coleochaete soluta*. Mit 11 Textabbildungen 115

MOHR, H., und G. SCHOSER, Eine mit Xenonbögen ausgerüstete Interferenzfilter-Monochromatoranlage für kurzwellige sichtbare und langwellige ultraviolette Strahlung. Mit 6 Textabbildungen 143

KIERMAYER, O., Die formative Wirksamkeit der 2.3.5-Trijodbenzoesäure (Tiba) in Gegenwart von Gibberellinsäure (GA). Mit 5 Textabbildungen . . . 153

FRENZEL, B., Zur Ätiologie der Anreicherung von Aminosäuren und Amiden im Wurzelraum von *Helianthus Annuus* L. Ein Beitrag zur Klärung der Probleme der Rhizosphäre. Mit 5 Textabbildungen 169

LANGE, O. L., und B. SCHWEMMLE, Untersuchungen zur Hitzeresistenz vegetativer und blühender Pflanzen von *Kalanchoë bloßfeldiana*. Mit 7 Textabbildungen 208

BRAUNER, L., und E. APPEL, Zum Problem der Wuchsstoff-Querverschiebung bei der geotropischen Induktion. Mit 4 Textabbildungen 226

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in dieser Zeitschrift berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinne der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Planta 55, 115—142 (1960)

Aus dem Botanischen Institut der Universität Wien

SPONTANE ROTATION UND OSCILLATION DES CHROMATOPHORS IN DEN HAARZELLEN UND ZOOSPORANGIEN VON *COLEOCHAETE SOLUTA*

Von

LOTHAR GEITLER

Mit 11 Textabbildungen

(Eingegangen am 14. März 1960)

Einleitung

Auf Grund gelegentlicher Beobachtungen teilte vor kurzem DÜRINGER mit, daß in den Haarzellen von *Coleochaete orbicularis* und der ihr nahestehenden *Chaetotheke reptans* sowie in den jungen Zoosporangien von *Chaetotheke* der parietale Chromatophor regelmäßig eine ziemlich schnelle „Pendelbewegung" ausführt. Die nähere Untersuchung ergab, daß die Pendelbewegung in Haarzellen eine seltene Ausnahme ist und der Chromatophor normalerweise *rotiert* (GEITLER 1960). Fünf untersuchte *Coleochaete*-Arten und *Chaetotheke* verhalten sich übereinstimmend: In allen gesunden Haarzellen rotiert der Chromatophor sehr regelmäßig und meist mit einer Umdrehungszeit von 3—5 min, maximal mit einer Geschwindigkeit von $1^1/_2$ min, manchmal aber auch langsamer, und immer, bei Betrachtung von der Ansatzstelle des Haars aus, im Uhrzeigersinn. Die Bahn bleibt dabei die gleiche und ist auf den Haaransatz hin zentriert, der je nach der Art dorsal oder apikal liegt. Die Haarzellen unterscheiden sich, abgesehen vom Haar selbst, typisch von den anderen Thalluszellen durch ihre geringere Größe, durch die geringere Größe des Kerns und des Chromatophors sowie seines Pyrenoids, durch ihre geringere Stärkeführung und durch die Teilungsunfähigkeit; außerdem ist der Chromatophor, der in den Nichthaarzellen als dorsal liegende Platte ausgebildet ist, zylindrisch eingerollt, und zwar anscheinend um so stärker, je schneller er rotiert. Der Protoplast besitzt auch eine bestimmte Architektonik bzw. Polarität: Der Haarbasis genähert liegt eine Plasmamasse mit dem rotierenden Chromatophor, etwas abgerückt der Kern, am anderen Ende eine große Zellsaftvacuole. Im übrigen geben die Haarzellen, genauer nur ihr basaler oder antapikaler, Kern und Chromatophor enthaltender Teil, nicht aber das Haar selbst, eine elektive Vitalfärbung mit Neutralrot.

Die Bewegung ist sehr charakteristisch: Es rotiert nur der Chromatophor mit maximaler Geschwindigkeit, während in seiner Nähe liegende Inhaltskörper — „Mikrosomen", lipoidartige Tropfen und eventuell der

Kern — nur mehr oder weniger vollkommen mitgenommen werden, d. h. zeitweise synchron rotieren, aber auch zurückbleiben können, oder wenn sie weiter entfernt liegen, kaum bewegt werden; streng peripher liegende Körper bleiben überhaupt unbewegt, sie sind offenbar in einer äußersten fest-geligen Plasmaschichte verankert, die, wie etwa bei den Characeen, unbeweglich ist. Sonst besteht keine größere Ähnlichkeit mit anderen bekannten Fällen von Rotation, denn die Plasmabewegung der Coleochaeten erfolgt lokalisiert und partiell und es ist kein dünnflüssiges Plasma vorhanden; auch die kleinsten Plasmaeinschlüsse zeigen keine Brownsche Molekularbewegung und auch keine schnellen Glitschbewegungen (vgl. die ausführlichen Angaben und Bildbelege 1960).

Es bleibt nun die eigenartige Rotationsbewegung näher zu untersuchen und sie mit der von DÜRINGER beobachteten „Pendelbewegung" oder *Oscillation* in Beziehung zu setzen. Bisher zeigte es sich, daß der Chromatophor in *manchen* Haarzellen eines bestimmten Jugendstadiums, aber schon mit der gleichen Zonierung des Protoplasten wie in alten Haarzellen, um meist 90—180°, manchmal auch um weniger oder mehr, oscilliert, wobei es sich aber um keine Pendelbewegung im physikalischen Sinn handelt, sondern um intermittierende Rotation mit ± exakt rhythmischer Umkehrung der Bewegungsrichtung (GEITLER 1960). Näher zu untersuchen bleibt vor allem die Chromatophorenbewegung in den Zoosporangien. Letzten Endes handelt es sich darum, einen Einblick in die Bedeutung der Plasmabewegung und in die Funktion der Haarzellen zu gewinnen. Die folgenden Mitteilungen können allerdings nur als sehr unvollkommene Vorarbeit gelten.

Untersucht wurde *Coleochaete soluta*, die in der 1. Mitteilung noch nicht berücksichtigt werden konnte, von der aber nunmehr reichlich Thalli zur Verfügung standen. Sie wuchsen auf den Blättern von *Ceratopteris thalictroides*, die in Aquarien und kleinen Glaswannen in Kultur gehalten wurde, und sie entwickelten sich durch mehrere Monate hindurch bei Zimmertemperatur und 12stündiger künstlicher Beleuchtung (im Winter) üppig weiter; sie bildeten auch Zoosporen, vereinzelt auch Spermatogonien, die aber hier außer Betrachtung bleiben. Alte, absterbende Blätter, die größtenteils keine Luft mehr in den Intercellularen enthalten, sind durchsichtig genug, um die epiphytischen Thalli leicht mikroskopisch untersuchen zu können. Die Zoosporen ließen sich zwar auf Objektträgern auffangen, aber entwickelten sich nicht über das Stadium wenigzelliger Keimlinge hinaus. Es mußten daher auch Vitalfärbungs- und andere Versuche mit den epiphytischen Thalli angestellt werden, was ein exaktes Arbeiten ausschließt. Denn die Blätter sind mit der Kulturflüssigkeit imbibiert und sie trugen, vor allem gegen Ende der Beobachtungen, stellenweise Kalkkrusten, wie auch der pH-Wert auf 8,5 und manchmal sogar etwas darüber gestiegen war.

Neutralrotfärbung und Plasmolyse in den Haarzellen

Coleochaete soluta steht morphologisch *C. orbicularis* sehr nahe, beide Arten lassen sich nicht immer leicht trennen (vgl. GEITLER 1960, S. 47,

Fußnote 1). In der hier beobachteten Ausbildung ist sie aber mit *orbicularis* nicht verwechselbar: Obwohl sie geschlossene Scheiben bildete, war der Fadenverlauf doch deutlicher als bei der homogener pseudoparenchymatischen *orbicularis*. Die Haarzellen zeigen die gleichen Merkmale wie bei der früher behandelten *orbicularis*, abgesehen davon, daß sie, wie alle Zellen von *soluta*, größer sind. Das Haar sitzt also seitlich, und zwar morphologisch apikal, und wenn die Vorderwand breit genug ist, in einer Ecke der Zelle. Nur ganz ausnahmsweise treten, wie bei

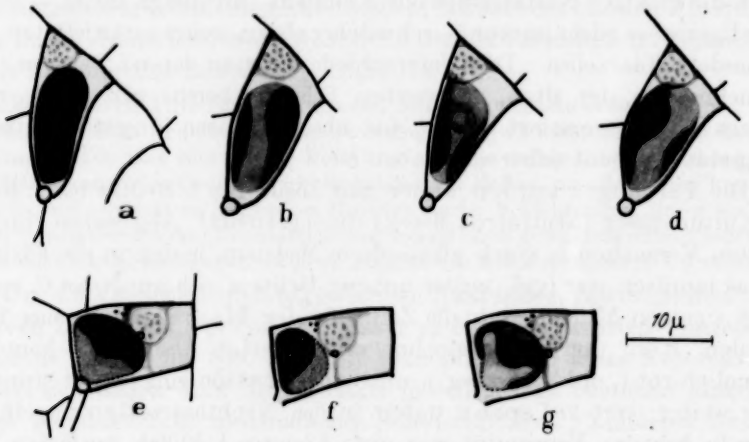

Abb. 1. Rotation des Chromatophors in 2 Haarzellen a—d (eine Umdrehung 11 min) und e—g (eine Umdrehung etwa 10 min). a Um 16^{12} (Pyrenoid hoch liegend, links unten Querschnitt durch die Haarbasis), b 16^{15}, c $16^{17}{}^1/_2$ (Pyrenoid tief liegend, Chromatophor um 180° gedreht). d $16^{20}{}^1/_2$ (Chromatophor vor Erreichung der Ausgangslage; Kern in Plasmatasche rotiert nicht mit, der Rand des Chromatophors geht über ihn hinweg). e 12^{40}, f 12^{45}, g 12^{50} (der Chromatophor hat ungefähr seine Ausgangslage erreicht; Kern fast unbewegt; Tropfen kaum mitbewegt). Im Kern ist der Nucleolus durch die periphere Chromatinstruktur verdeckt

orbicularis, und aus ebenso unbekannten Gründen, Haarzellen mit antapikaler Insertion des Haars auf; die Rotation erfolgt dann infolge der fixen Relation zur Haarbasis in bezug auf die Zelle in umgekehrter Richtung. Im übrigen gilt alles früher Gesagte und in der Einleitung Angedeutete auch für *soluta*. Als Beleg für den normalen Ablauf der Rotation kann Abb. 1 dienen[1].

Die Rotation war durchschnittlich langsamer als bei den meisten anderen Arten; die häufigsten Umdrehungszeiten lagen zwischen 6 und 11 min, die kürzeste Zeit betrug etwas mehr als $3^1/_2$ min. Eine Beziehung zwischen dem Alter der Zelle, ihrer Lage im Thallus, der Länge des Haars und der Stärkeführung des Thallus war nicht feststellbar, und es verhielten sich Haarzellen des gleichen Thallus, wie bei den früher

[1] Um Wiederholungen zu vermeiden, sei auf die früheren (1960) ausführlichen morphologischen Angaben und die entsprechenden Bildbelege hingewiesen.

untersuchten Arten, aus nicht ersichtlichen Gründen sehr verschieden. Auffallenderweise, weil im Gegensatz zu den früheren Beobachtungen stehend, erfolgt Rotation auch in Haarzellen mit zugrunde gegangenem oder kurzem, papillenförmigem Haar mit noch geschlossener Scheide; bei den anderen Arten trat dies nur vereinzelt auf und in solchen Zellen erfolgte meist Oscillation. Dies bedeutet, daß der Innenzustand der Zelle, der sich in der Rotation ausdrückt, auch ohne intaktes, langes Haar realisiert werden kann. Dazu stimmt, daß sich in solchen Haarzellen auch die elektive Neutralrotfärbung einstellt, allerdings meist — merkwürdigerweise nicht immer — schwächer als in weiter entwickelten und gesunden Haarzellen. Die Unterschiede können darauf beruhen, daß manchmal in der alten, zerfaserten Scheide bereits ein neues, noch kurzes Haar regeneriert wurde, das aber in seinen jüngsten Entwicklungsstadien nicht sicher erkennbar ist.

Die Färbungen wurden wieder mit Lösungen 1:20000 bis 1:40000 in Kulturwasser (Neutralrot Merck) durchgeführt[1]. Abgesehen von den letzten Versuchen in stark alkalischem Medium, in denen die Färbung etwas launisch war (vgl. weiter unten), färbten sich auch bei *C. soluta* nach wenigen Minuten nur die Zellsälfte der Haarzellen, genauer ihres basalen, Kern und Chromatophor enthaltenden Abschnitts, homogen bräunlich-rot („erdbeerfarbig"), und die Rotation ging meist stundenlang weiter; erst viel später traten in den Nichthaarzellen rotgefärbte Kugeln hervor. Verwendet man eine Lösung 1:50000, so färben sich noch nach 10—15 min keine roten Kugeln und der Zellsaft aller Thalluszellen erscheint farblos; plasmolysiert man aber, z. B. in 0,5 mol Rohrzucker, so wird die Färbung in der eingeengten Vacuole der Haarzellen deutlich erkennbar, während alle anderen Zellen ungefärbt bleiben. In einer Lösung von 1:100000 treten nach 15—20 min allein die Haarzellen gefärbt — allerdings sehr blaß gefärbt — in Erscheinung. Die Färbung der Haarzellen ist also durchaus spezifisch, doch muß dies nicht an einer besonderen Beschaffenheit des Zellsafts liegen, denn bei Überfärbung in Neutralrot 1:10000 färbt sich manchmal nach einiger Zeit auch der Zellsaft von Nichthaarzellen, und zwar fast immer nur der der randständigen, jüngsten und noch teilungsfähigen Thalluszellen. Dies war besonders oft der Fall in dem stark alkalischen Medium der letzten Versuche, wobei der Effekt durch Verwendung alter Farblösung noch verstärkt wurde. Auch die roten Kugeln treten hauptsächlich in den peripheren Nichthaarzellen auf. Es handelt sich um die Anfärbung schon in der Zelle vorhandener öltropfenartiger, aber nicht mit Sudan III sich färbender Körper, die in der Einzahl oder zu wenigen im Zellsaft

[1] Es machte nichts aus, wenn eine Stammfarblösung 1:10000 in destiliertem Wasser mit Kulturwasser verdünnt wurde; die Färbung erfolgte ja auf jeden Fall in alkalischem Medium.

liegen; sie oder ihnen anliegende Kalotten oder kleinere Kugeln speichern den Farbstoff.

Eine Deutung der Vitalfärbung in diesem Fall ist ohne Vornahme exakter Versuche nicht möglich[1]. Es ist aber erwiesen, daß sich die Haarzellen anders als gewöhnliche Thalluszellen verhalten. Ein besonderes Problem ergibt sich aus der Tatsache, daß sich nur die Vacuolen des basalen Abschnitts, aber nicht das — oft bis 1 cm lange — Haar, das hauptsächlich Zellsaft enthält, anfärbt. Die Vacuolen des Haars kommunizieren jedenfalls nicht mit dem Zellsaft des basalen Abschnitts. Nur in den schon mehrmals genannten letzten Versuchen trat manchmal auch Färbung des Zellsafts im Haar ein.

Die gleiche elektive Färbung ist auch mit Methylenblau erzielbar, doch wirkt sie bald schädlich und die Rotation wird eingestellt. – Rhodamin B in der Konzentration 1:1000, das ohne große Hoffnung auf eine zellspezifische Färbung „für alle Fälle" ausprobiert wurde, färbt einheitlich alle Zellen, vor allem ihre Chromatophoren, und bewirkt nach wenigen Minuten starke Schädigungen, unter anderem auch Streifigwerden der Chromatophoren, worauf noch zurückzukommen sein wird; auch mit niedrigeren Konzentrationen zeigten sich keine spezifischen Unterschiede.

Um die Verschiedenheiten zwischen Haarzellen, gewöhnlichen vegetativen Zellen und Sporangien besser zu erfassen, wurden Plasmolyseversuche angestellt. Sie brachten kein aufschlußreiches Ergebnis und lassen sich daher kurz summarisch mitteilen. Es bestehen allerdings auch grundsätzliche methodische Schwierigkeiten. Zunächst ist eine sichere Feststellung des Eintritts der Plasmolyse durch die verschiedenen Zellformen erschwert: In langgestreckten, am einen Ende scharf zugespitzten Zellen ist die Abhebung leichter zu erkennen; andererseits wird die Abhebung in Nichthaarzellen durch die aussteifende Chromatophorenplatte, welche die dorsale Fläche der Zelle ausfüllt, behindert bzw. schwerer erkennbar gemacht. Eine andere Fehlerquelle liegt darin, daß das Verhältnis zwischen Plasma und Zellsaft in jungen, teilungsfähigen und alten Thalluszellen ziemlich sicher und in Haarzellen und Sporangien wahrscheinlich verschieden ist. Vor allem aber bestehen sehr bedeutende, offenbar ganz reale individuelle Unterschiede zwischen den Zellen derselben Kategorie, wodurch eventuelle spezifische Unterschiede verdeckt werden. In 0,25 mol Rohrzucker erfolgt in allen Zellen noch keine Abhebung, in 0,5 mol ist sie in allen Zellen deutlich, wenn auch nicht sehr stark, d. h., sie zeigt sich erst in den Ecken.

Die Abhebung erfolgt immer schnell, glatt und konvex, bei stärkerer Plasmolyse allseitig; nur in den Haarzellen ist sie einseitig, da eine Verbindung mit dem Lumen des Haars besteht; die Verbindung reißt erst bei starker Plasmolyse, z. B. in 1 mol KNO_3, durch.

In den dazwischen liegenden Konzentrationen ergibt sich folgendes Bild: in 0,30 mol Rohrzucker erfolgt noch überhaupt keine Abhebung,

[1] Über die Theorie vgl. DRAWERT sowie BANCHER und HÖFLER.

in 0,35 mol zeigen manche Haarzellen eine schwache Abhebung, andere aber nicht; in diesen erfolgt Abhebung erst in 0,40 mol. Analoge individuelle Unterschiede zeigen die Nichthaarzellen, und analoge Befunde ergeben sich bei Plasmolyse in Traubenzucker, KNO_3 und Harnstoff. Vielleicht erfolgt die Abhebung nur in den teilungsfähigen Spitzenzellen erst bei etwas höheren Konzentrationen; dies müßte genauer überprüft werden; die Plasmolyse tritt aber auch in ihnen immer unter glatter Abhebung ein. Die Rotation geht längere Zeit, aber meist bald verlangsamt, noch weiter in 0,5 mol Rohrzucker (genaue Zeitangaben sind infolge der großen individuellen Unterschiede sinnlos).

Wie zu vermuten, lassen sich auch keine charakteristischen Unterschiede des spontanen Rückgangs der Plasmolyse in Harnstoff (3%ig), der schnell eindringt, feststellen. Künstliche Deplasmolyse wird immer schlecht vertragen. So sind nach Plasmolyse in 0,5 mol Rohrzucker nach Durchsaugung von 0,25, 0,1 und 0,05 mol Rohrzucker viele Haarzellen desorganisiert; nur wenige zeigen noch Rotation oder nehmen sie, sehr verlangsamt und nur vorübergehend, wieder auf. Eine Überführung der Rotation in Oscillation war auf diese Weise, wie auch durch die früher erwähnten Schädigungen (1960), nicht möglich. — In den Nichthaarzellen erfolgt die spontane Deplasmolyse gleich schnell, ist aber weniger auffallend.

Möglicherweise würde vorsichtigere künstliche Deplasmolyse und Verwendung von in Kulturwasser gelösten Plasmolytica weniger destruktiv wirken; für die hier verfolgten Ziele genügte Lösung in destilliertem Wasser: eine Kontrollserie mit Rohrzucker und KNO_3 in Kulturwasser ergab die gleichen bedeutenden individuellen, nicht zellspezifischen Unterschiede.

In einer kleinen Zahl von Haarzellen wurde spontane *Oscillation* des Chromatophors beobachtet. Es handelte sich erwartungsgemäß immer um Haarzellen, die erst eine sehr kurze, noch geschlossene Haarpapille gebildet hatten oder deren Haar in der Entwicklung steckengeblieben war. Abb. 2 zeigt zwei solche Haarzellen, doch oscillierte der Chromatophor nur in der einen. In der im Bild linken rotierte der Chromatophor mit einer Umdrehungszeit von 6 min (meist ist die Bewegung in solchen Haarzellen viel langsamer), in der rechten zeigte er etwas unregelmäßige Oscillation: Er bewegte sich von 18^{19} bis 18^{21} im Uhrzeigersinn um fast 45°, von 18^{22} bis 18^{27} um ungefähr 180° zurück, von $18^{28\,1/2}$ bis 18^{35} wieder vorwärts um 180°, von 18^{36} bis 18^{40} um 45° zurück, von 18^{41} bis 18^{52} um etwa 270° vorwärts, drehte um 18^{53} um und kehrte dann jeweils um 19^{00}, 19^{04}, $19^{07\,1/2}$ um. In einem anderen Fall bewegte sich der Chromatophor von 18^{53} bis 18^{58} um etwa 90° entgegen dem Uhrzeigersinn, von 18^{59} bis 19^{07} um etwa 180° im Uhrzeigersinn, von 19^{08} bis 19^{11} um etwa 30° wieder zurück, von $19^{11\,1/2}$ bis 19^{18} um etwa 120° wieder vorwärts, blieb stehen und kehrte wieder um. In einem 3. Fall erfolgte Oscillation zwischen dorsaler Stellung

und Profilstellung, also eine Drehung nur um 90°, im Rhythmus von 3—4 min; die Umkehrpunkte — mit kurzem Halt — erfolgten um 19^{16}, 19^{19}, 19^{23}, 19^{27}, $19^{30\,1/2}$ usw. Die Zelle war auffallend groß und nicht nur größer als andere Haarzellen, sondern sogar größer als manche Sporangien; da Haarzellen und Sporangien im Thallus an gleicher Stelle liegen, wenn die Haarzelle aus einer apikalen Tochterzelle hervorgegangen ist, und in gewissen Sinn homolog sind, kann es sich um eine Zwischenbildung gehandelt haben.

Abb. 2. Teil eines 3zelligen Thallus: 3 Spitzenzellen mit Teilung des Chromatophors, darunter links und rechts je eine Haarzelle mit Haarpapille im optischen Schnitt; in der linken rotiert der Chromatophor, in der rechten oscilliert er; unten links ein junges Sporangium mit an der Flanke oscillierendem Chromatophor und apikaler Öffnungspapille; rechts unten eine Haarzelle mit normalem Haar (nur seine Basis sichtbar); Zellinhalt nur in einigen Zellen dargestellt. Halbschematisch. — Vergr. wie Abb. 1

Grundsätzlich ähnlich verhielten sich die wenigen anderen beobachteten Fälle. Die Architektonik des Protoplasten ist in solchen Papillenzellen die gleiche wie in Haarzellen mit rotierendem Chromatophor, es ergibt sich also aus der Morphologie kein Anhaltspunkt für eine Erklärung des abweichenden Verhaltens und ebenso rätselhaft ist es, weshalb gleich aussehende Haarzellen mit Papille einmal Rotation, einmal Oscillation zeigen. Gegen Ende der Beobachtungen wurde überhaupt nur mehr Rotation in Papillenzellen gefunden. Es konnte daher die anfangs versäumte Neutralrotfärbung nicht mehr nachgeholt werden, und es bleibt die Frage offen, ob die Papillenzellen trotz Oscillation sich wie die gewöhnlichen Haarzellen verhalten, sich also elektiv färben, oder ob ihr Verhalten dem der Sporangien entspricht, in denen der Chromatophor regelmäßig pendelt und die sich nicht elektiv anfärben.

Essigsäurewirkung in den Haarzellen

Es wurde schon früher festgestellt, daß die Oscillation eine intermittierende Rotation mit Umkehr der Bewegungsrichtung ist. In einzelnen Fällen war Pendelbewegung einer vorwiegend rotierenden Bewegung überlagert. Die beiden Bewegungsweisen sind offenbar nahe verwandt. Es ließ sich aber nicht die eine in die andere überführen, oder genauer ausgedrückt, die Rotation in Oscillation verändern, was jedenfalls leichter möglich sein sollte als der umgekehrte Versuch: denn nach allem erscheint die Oscillation als die unvollkommenere Bewegung, die sich in entwicklungsgeschichtlich nicht vollwertigen — jungen oder defekten — Zellen abspielt und gewissermaßen als Hemmungsmodifikation der Rotation zu betrachten ist. Die Abänderung läßt sich aber willkürlich in verdünnter Essigsäure herbeiführen. Deren intravitale Effekte auf Kern und Plastiden sind ja bekannt. Mit der Sicherheit anderer Eingriffe, auch der Neutralrotfärbung, ist der Effekt allerdings nicht reproduzierbar. Es konnte im ganzen nur an 4 Haarzellen mit langem, intaktem Haar und normal rotierendem Chromatophor vorübergehend Oscillation erzwungen werden. Daß bloß verschwindend wenige Zellen reagieren, liegt wahrscheinlich größtenteils wieder an — unbekannten — individuellen Unterschieden, zum Teil aber auch vermutlich an der groben Versuchsanstellung: Die Essigsäure in der angewendeten Verdünnung von 0,09% wirkte wohl an verschiedenen Stellen des Präparats verschieden stark ein, obwohl meist nicht durchgesaugt, sondern das verwendete Blattstück mit der Lösung allseitig bedeckt wurde; außerdem wird die Essigsäure durch den Kalk des Kulturmediums bald unwirksam gemacht.

Bei Zusatz von 0,09%iger Essigsäure verhalten sich die normalen Haarzellen verschieden (von den Fällen des ausgelösten Pendelns sei zunächst abgesehen): In einigen geht die Rotation unverändert weiter, in manchen wird sie verlangsamt, manchmal bis zum Stillstand in wenigen Minuten, in wieder anderen erfolgt ein momentaner, schockartiger Stillstand, der aber durch Durchsaugung von Kulturwasser aufgehoben werden kann, wonach die Rotation verlangsamt weitergeht; in manchen zum Stillstand gekommenen wird die Rotation scheinbar spontan wieder aufgenommen, offenbar wurde die Essigsäurewirkung aufgehoben. Daß auch die Haarzellen, in denen die Rotation unverändert weitergeht, unter der Essigsäurewirkung stehen, läßt sich leicht und sicher an ihrer typisch veränderten Kernstruktur erkennen.

Der Kern von *Coleochaete* ist, wie bei vielen Chlorophyceen, euchromonematisch-körnig — nach der mißverständlichen Terminologie mancher Autoren „reticulär" — strukturiert, gehört also, abgesehen vom Fehlen der Chromozentren zum Typus der Kerne von *Allium*, *Tradescantia*, *Triton* u. a. (vgl. dazu GEITLER 1955). Doch ist die

Chromonemastruktur an der Kernperipherie etwas feiner als im übrigen Kernraum (Abb. 3). Es handelt sich wohl um einen mäßigen Grad von proximaler Heterochromasie wie etwa bei *Agapanthus*.

Die Struktur ist, ebenso wie bei *Tradescantia* u. a. im Leben mit aller Deutlichkeit, auch ohne Phasenkontrast, erkennbar (vgl. auch Abb. 1). Bei Essigsäurezusatz erfolgt eine Art von Entmischung oder teilweise Entquellung, die bewirkt, daß der Lichtbrechungsunterschied

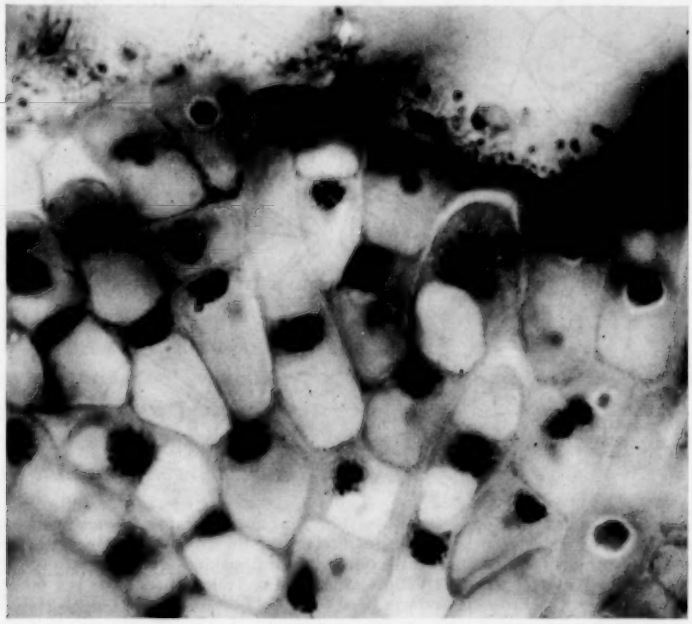

Abb. 3. Rand eines Thallus mit Sporangien, im Bild Mitte oben der große, locker strukturierte Kern eines Sporangiums scharf eingestellt, rechts davon 2 Zellen, deren Pyrenoide sichtbar sind; viele Kerne liegen außerhalb der Einstellebene. Alk.-Eisessig. Essigcarmin. Euparal. Photo etwa 1100fach

zwischen Chromatin und Kernsaft größer wird, also die Struktur wie „gestochen" oder vergröbert aussieht und im äußersten Fall fast den Eindruck macht, als ob der Kern fixiert wäre. Bei *Coleochaete* ist diese Strukturvergröberung überaus deutlich, und sie erfolgt gleichartig in allen Thalluszellen. Die Erscheinung ist als solche bekannt, es handelt sich um ein vitales Artefakt, das an Tieren und Blütenpflanzen eingehend untersucht wurde (Belar, Strugger, Zeiger, Lewis, van Herwerden). Meist wurde mit 0,05%iger Essigsäure gearbeitet (die aber bei *Coleochaete*, vielleicht infolge der Verdünnung im Präparat, zu schwach wirkt). Zeiger und van Herwerden konnten auf diese Weise sogar die Struktur in den an sich unstrukturiert erscheinenden Kernen von *Triton* und in Froschleukocyten sichtbar machen.

Die gleiche Strukturänderung kann man mit KNO_3 hervorrufen (STRUGGER); bei *Coleochaete* wirkt 0,25 mol KNO_3 in dieser Weise, doch ist das Ergebnis unsicher und oft nicht sehr deutlich; etwas sicherer wirkt 1%iger Harnstoff, fast genau so wie Essigsäure 0,1%ige Milchsäure.

Die Strukturänderung ist reversibel, Durchsaugen von Wasser hebt sie auf; bei *Coleochaete* läßt sie sich durch abwechselnde Behandlung mit Essigsäure und Kulturwasser mehrmals — bis viermal gelang es —

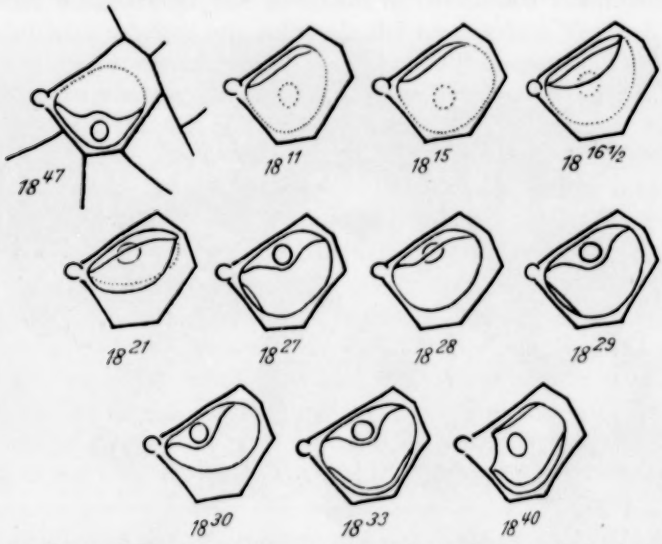

Abb. 4. Oscillation des vorher rotierenden Chromatophors unter Essigsäurewirkung in einer Haarzelle; 18' Endstellung (nähere Erläuterung im Text); ausgezogene Linie des Chromatophors der dem Beschauer zugekehrte, oben liegende Rand bzw. das Pyrenoid und die optischen Schnitte, punktiert die tiefliegenden Teile. Haarbasis im Querschnitt. Halbschematisch. — Vergr. wie Abb. 1

hervorrufen und wieder zum Verschwinden bringen. Die Strukturänderung ist ein unmittelbarer Indicator für das Eindringen der Essigsäure in den Protoplasten.

Die Vergröberung der Kernstruktur stört nicht unbedingt die Rotation. In Haarzellen mit weiter rotierendem Chromatophor wie in solchen, die die Rotation nach einem Stillstand wieder aufgenommen haben, kann der Kern stark verändert strukturiert sein. Die artifizielle Struktur läßt sich, wie erwähnt, in Wasser in die normale zurückführen und bildet sich in den meisten Zellen nach 15—20 min „spontan" zurück (in den Kalkkrusten enthaltenden Präparaten). In manchen Haarzellen geht sie, ohne erkennbare Gründe, in Koagulation über, und der Protoplast ist tot.

In 4 Fällen bewirkte die Essigsäure nicht nur einen vorübergehenden Stillstand mit nachheriger Wiederaufnahme der Rotation, sondern die Schockwirkung äußerte sich in vorübergehender Oscillation.

1. Fall (Abb. 4). Der Chromatophor rotierte mit einer Umdrehungszeit von 11 min. Um 18^{11} erfolgte Zusatz von Essigsäure, der Chromatophor steht etwa 30 sec[1] und geht dann ein kleines Stück zurück, bis er um 18^{12} stehenbleibt; steht bis 18^{15}, dreht sich dann im richtigen Sinn (d. h. vom Haar aus gesehen im Uhrzeigersinn) wieder vorwärts und hat bis 18^{25} etwa $^1/_4$ Umdrehung vollführt; es erfolgt neuerlich Essigsäurezusatz (unter dem Deckglas), die Rotation geht bis 18^{27} weiter, um 18^{28} ist der Chromatophor ein kleines Stück zurückbewegt, um 18^{29} geht er wieder vorwärts, um 18^{30} wieder zurück und pendelt nun, ungefähr die gleiche Strecke im Intervall von 1 min bis $18^{37\,1/2}$ hin und her, geht ab 18^{38} bis 18^{40} um ein weiteres Stück im richtigen Sinn vorwärts, ist um $18^{40\,1/2}$ ein wenig zurückgegangen, um 18^{42} nach neuerlicher Vorwärtsbewegung wieder in der Lage von 18^{40} und bleibt stehen; um 18^{42} wird Wasser durchgesaugt, um 18^{47} hat die Weiterdrehung im richtigen Sinn bereits begonnen (Abb. 4a), und die Rotation geht nun weiter mit einer Umdrehungszeit von 12 min; nach $1^1/_2$ Umdrehungen wird der Versuch um 19^{05} abgebrochen.

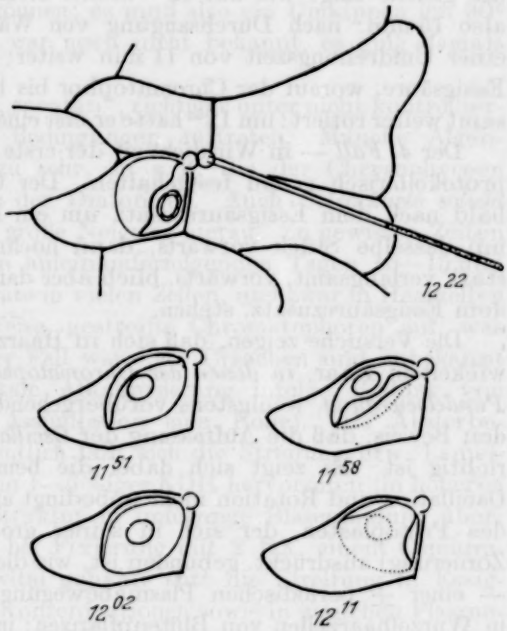

Abb. 5. Wie Abb. 4, eine andere Haarzelle; in der ersten Teilfigur ist der untere und obere optische Querschnitt der Haarscheide und das — in diesem Fall sehr kurze — Haar mit geronnenem Plasma im oberen Drittel gezeichnet. (Nähere Erläuterung im Text)

2. Fall (Abb. 5). Der Chromatophor rotierte mit einer Umdrehungszeit von ungefähr 14 min. Um 11^{51} wird Essigsäure zugesetzt, der Chromatophor rotiert verlangsamt bis 11^{58} um etwa $^1/_5$ Umdrehung weiter, geht dann ein Stück zurück (12^{02}), dann wieder vor bis $12^{02\,1/2}$ und bleibt stehen; nach Durchsaugung von Wasser um 12^{04} wird die Rotation im richtigen Drehungssinn stark verlangsamt wieder aufgenommen, bis 12^{22} vollführt der Chromatophor über die Zwischenstellung von 12^{11} eine halbe Umdrehung, der Versuch wird abgebrochen;

[1] Die folgenden Zeitangaben sind ungenau, da beobachtet, gezeichnet und geschrieben werden mußte.

schon ungefähr um 12^{02} coagulierte das Plasma im oberen Drittel des — in diesem Fall sehr kurzen — Haars (Abb. 5a); etwa um die gleiche Zeit wurde der Vorderrand des Chromatophors streifig (vgl. weiter unten).

3. Fall. Der Chromatophor rotierte mit einer Umdrehungszeit von 9 min. Nach Essigsäurezusatz um 11^{59} rotiert er bis 12^{00} weiter, steht und ist um $12^{00\,1/2}$ um ein kleines Stück zurückbewegt, steht und bewegt sich ab 12^{02} wieder vorwärts, und zwar ziemlich schnell: um 12^{17} ist die gleiche Lage wie um 12^{02} wieder erreicht, die Umdrehung dauert also 15 min: nach Durchsaugung von Wasser geht die Rotation mit einer Umdrehungszeit von 11 min weiter; um 12^{31} wieder Zusatz von Essigsäure, worauf der Chromatophor bis 12^{45} steht und dann verlangsamt weiter rotiert: um 12^{56} hatte er erst eine halbe Umdrehung vollführt.

Der *4. Fall* — in Wirklichkeit der erste beobachtete — wurde nicht protokollarisch genau festgehalten. Der Chromatophor bewegte sich bald nach dem Essigsäurezusatz um ein kleines Stück zurück, dann um dasselbe Stück vorwärts, dann nochmals zurück und nochmals, stark verlangsamt, vorwärts, blieb aber dann bald, etwa 4—5 min nach dem Essigsäurezusatz, stehen.

Die Versuche zeigen, daß sich in Haarzellen mit gut oder voll entwickeltem Haar, *in denen der Chromatophor sonst niemals pendelt, die Pendelbewegung*, wenigstens vorübergehend, *auslösen läßt.* Dies liefert den Beweis, daß die Auffassung der *Oscillation als modifizierte Rotation* richtig ist. Es zeigt sich dabei die bemerkenswerte Tatsache, daß Oscillation und Rotation nicht unbedingt an einen bestimmten Zustand des Protoplasten, der sich in seiner groben Architektonik (polaren Zonierung) ausdrückt, gebunden ist, wie dies zutrifft für die Zirkulation — einer $\pm$ periodischen Plasmabewegung — und die Rotation etwa in Wurzelhaarzellen von Blütenpflanzen; in diesem Fall verschiebt sich mit dem Alter gesetzmäßig das Verhältnis Plasma zu Zellsaft.

Es wurde versucht, die gleichen Effekte mit Milchsäure zu erzielen, aber ohne Erfolg. Die Wirkung 0,1%iger Milchsäure besteht nur darin, daß die Rotation gestoppt und nach Wasserzusatz wieder aufgenommen wird. So beginnt z. B. nach 5 min Stillstand in Milchsäure die Rotation nach Wasserzusatz in vielen Haarzellen nach 3—4 min; es wurden nach der Wiederaufnahme der Bewegung Umdrehungszeiten von 5, $7^1/_2$ und $8^1/_2$ min – also relativ sehr schnelle Bewegungen – beobachtet, doch kommen auch viel längere Zeiten vor. Die Kerne zeigen, solange die Milchsäure wirkt, die gleiche Entmischungsstruktur wie nach Essigsäurebehandlung.

Die Streifung der Plastiden

Bekanntlich erfahren unter sehr verschiedenen schädigenden Umständen die Plastiden eine auffallende Strukturveränderung, die in den Anfangsstadien (und manchmal auch noch ziemlich spät, vgl. z. B. BIEBL, BAUER) reversibel ist: Es handelt sich offenbar um das mikroskopische Sichtbarwerden der submikroskopischen Lamellierung, die

durch Quellung oder osmotische Wasseraufnahme der Zwischenschichten in vergröberter Form in Erscheinung tritt. Die Plastiden sehen in den Anfangsstadien der Veränderung gestreift aus, in Wirklichkeit sieht man die optischen Schnitte von Lamellen. Die vorgeschrittenen Stadien sind als vacuolige Degeneration bekannt (vgl. BANCHER und HÖFLER und die dort angegebene Literatur). Die „Streifung" hat besonders HEITZ näher untersucht und auch die eigentümliche Erscheinung hervorgehoben, daß die Schichten senkrecht, statt erwartungsgemäß parallel, zur Plastidenfläche stehen können; es muß also ein Umkippen um 90° erfolgen. Der Lamellenbau war noch nicht bekannt, es ging damals um die Granascheiben.

Die Streifung kann auch „spontan", richtiger unter nicht kontrollierbaren leicht schädigenden Bedingungen auftreten. Manche Algenchromatophoren neigen dazu sehr, so z. B. die der Chrysophyceen (MACK) und wohl auch die der Diatomeen. Auch *Coleochaete soluta* zeigt unter Umständen eine große Neigung hierzu. Zu gewissen Zeiten der Untersuchung traten an aufeinanderfolgenden Tagen 10—15 min nach Anfertigung der Präparate in vielen Zellen, und zwar in Haarzellen und anderen in gleicher Weise, gestreifte Chromatophoren auf, was sonst nur ganz vereinzelt der Fall war. Die Ursachen sind unbekannt (vielleicht spielt starke lokale Alkalinisierung infolge Bildung von Calciumhydroxyd bei der Assimilation eine Rolle). Als Absterbestruktur und übertrieben deutlich läßt sich die Streifung bzw. Lamellierung bei *Coleochaete soluta* in 1—5%iger KOH hervorrufen (in höheren Konzentrationen geht die Struktur in unförmige Blasenbildung über; besonders deutlich wird sie bei Fixierung mit 2 BX, einem Osmium-Chromsäuregemisch). Intravital gehäuft tritt die Streifung in Essig- und Milchsäure in niedrigen Konzentrationen sowie in manchen Plasmolyseversuchen und vor allem bei abrupter Deplasmolyse auf.

In dem hier behandelten Zusammenhang sind folgende Tatsachen bemerkenswert. Die Streifung tritt bei *Coleochaete soluta* spontan meist, und jedenfalls zunächst, nur in einem Teil des Chromatophors auf, und zwar am Rand, und in dem rotierenden Chromatophor der Haarzellen, von seltenen Ausnahmen abgesehen, in dem *vorangehenden Rand* (Abb. 6). Polare Unterschiede des Chromatophors sind auch sonst bei Coleochaeten auffallend. So liegt bei manchen Arten das Pyrenoid fast regelmäßig im „Hinterende" des rotierenden Chromatophors (GEITLER 1960). Was für sie zu vermuten war, läßt sich an *Coleochaete soluta*, bei welcher Lage im Hinterende oft vorkommt, beweisen: Bei der Teilung des Chromatophors teilt sich das Pyrenoid erst zuletzt, wenn die Teilungsfurche schon weit vorgedrungen ist (Abb. 2), die Tochterpyrenoide sind daher randständig und behalten diese Lage in den Haarzellen oft bei (*dazu* kommen plastische Verformungen des Chromatophors). Offen bleibt

die Frage, wieso gerade der pyrenoidführende Teil zum „Hinterende" wird; aus der Situation während der letzten Zellteilung kann sich dies nicht ergeben, weil sowohl die apikale wie die basale Tochterzelle zur Haarzelle werden kann (GEITLER 1960). Es spielen also vermutlich bewegungsmechanische Momente mit. Noch weniger erklärbar erscheint die lokalisierte Streifung. Sie ist allerdings nicht rätselhafter als z. B. die Tatsache, daß der Chromatophor immer in der gleichen Richtung rotiert.

Das Auftreten der spontanen Streifung zeigt im übrigen keine Beziehung zur Stärkeführung: sie erfolgt sowohl in stärkereichen wie in stärkearmen Chromatophoren. Sie ist auch nicht auf den äußersten,

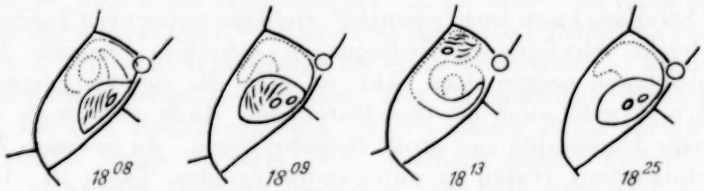

Abb. 6. Spontane Streifung im etwas aufgeblähten Vorderrand des rotierenden Chromatophors einer Haarzelle; um 18^{08} taucht der Vorderrand von unten her auf (außer einigen Streifen ein Stärkekorn sichtbar); Hinterende mit Pyrenoid tief liegend, punktiert gezeichnet; 18^{09} ein Stück weiter gedreht, ein 2. Stärkekorn sichtbar; 18^{13} der Vorderrand ist untergetaucht; um 18^{16} (nicht dargestellt) ist die Umdrehung vollendet. Nach der nächsten Umdrehung um 18^{24} (Lage des Chromatophors wie um 18^{08} und 18^{16}) ist die Streifung völlig zurückgegangen. — Vergr. wie Abb. 1

auskeilenden Rand des Chromatophors, der bei *Coleochaete* immer stärkefrei ist (Abb. 11 d), beschränkt, sondern greift meist weiter einwärts.

Die Streifung verschwindet oft ebenso spontan, wie sie entstanden ist (Abb. 6). Sie zeigt sich also z. B. während 2 oder 3 Umdrehungen, die 10 oder 20 min oder länger dauern können, kann dabei auch beträchtliche Grade annehmen — der Chromatophor schwillt oft stark blasig auf —, um dann wieder restlos zu verschwinden. Im allgemeinen tritt die Streifung erwartungsgemäß parallel zur Chromatophorenfläche auf, ist also deutlich nur im optischen Schnitt des Chromatophors zu sehen und wird daher während einer Umdrehung zweimal optimal sichtbar und zweimal ganz unscheinbar. In den meisten Fällen geht die Streifung allerdings nicht zurück, sondern erfaßt allmählich den ganzen Chromatophor und geht in typische vacuolige Degeneration über; dabei wird die Rotation eingestellt und die Zelle stirbt schließlich ab.

Genau die gleichen Anfangsstadien der vacuoligen Degeneration treten auch in Nichthaarzellen und auch in Sporangien sowie in den Zoosporen auf. In den jungen Sporangien oscilliert der Chromatophor, es gibt also keinen vorderen und hinteren Rand. Die Oscillation geht auch hier so lange weiter, als die Streifung nicht einen größeren Umfang angenommen hat. Spontanes Zurückgehen wurde zweimal beobachtet.

Die Oscillation des Chromatophors in den jungen Zoosporangien

Die Entwicklung der Sporangien ist bei *Coleochaete*-Arten in großen Zügen bekannt (PRINGSHEIM, WESLEY): Eine Thalluszelle vergrößert sich — manchmal unterbleibt allerdings die Vergrößerung — und ihr ganzer ungeteilter Inhalt tritt als Zoospore aus. Bei *Coleochaete soluta* besteht das erste Anzeichen der Sporangiumbildung darin, daß apikal eine Papille entsteht, die einen anscheinend gallertigen Pfropf enthält; bei der Entleerung der Zoospore löst er sich momentan auf, und die Zoospore wird durch die offene Papille ausgepreßt.

In dem hier behandelten Zusammenhang können nur die wichtigsten morphologischen Daten mitgeteilt werden. — Der Pfropf färbt sich, im Unterschied zu allen anderen Membranen, nicht mit Rutheniumrot, auch nicht mit dem substantiven Kongorot und sogar nicht mit Mucicarmin. Er färbt sich auch nicht mit Chlorzinkjod, das aber auch alle anderen Membranen nicht färbt.

Die Papille entsteht wie das Haar der Haarzellen am apikalen Ende der Zelle, doch oft etwas dorsal verschoben; nur ganz ausnahmsweise kommt — wie auch im Fall der Haare — Bildung am antapikalen Zellpol vor. Die Sporangien entstehen im übrigen immer aus den Spitzenzellen der Fäden, also zunächst aus den jüngsten Zellen. Handelt es sich allerdings um die Enden übergipfelter Fäden, so sind die Zellen älter und liegen auch nicht an der Peripherie der Thallusscheibe. Außerdem können die subterminalen Zellen entleerte Sporangien durchwachsen und zu sekundären Initialen werden (derartige Durchwachsungen beobachtete auch WESLEY bei *Coleochaete scutata*). Zur Zoosporenbildung sind nicht nur alte, sondern auch ganz junge Thalli fähig, und sogar einzellige Keimlinge wandeln sich manchmal in ein Sporangium um (Abb. 9).

Nachdem die Papille gebildet wurde, verläßt der Chromatophor seine Lage an der dorsalen Zellwand, an der er, wie in allen gewöhnlichen Thalluszellen, als flach ausgebreitete Platte lag, und gelangt, entsprechend eingekrümmt, an eine Flanke oder an die ventrale Wand, wo er nun *pendelt*. Die Lageveränderung haben schon PRINGSHEIM (S. 14) und WESLEY (S. 8) beobachtet, nicht aber die Bewegung. Dieses Stadium findet man zu allen Tages- und Nachtzeiten, es dauert offenbar sehr lange; die Zoosporen werden aber regelmäßig nur am Morgen entleert[1]. Sie reifen normalerweise erst in den späten Nacht- oder frühen Morgenstunden, doch findet man reife ausnahmsweise schon abends; sie treten dann aber nicht aus[2].

[1] Der auslösende Reiz ist zweifellos das Licht: Durch Verdunkelung läßt sich der Austritt verhindern — z. B. bis Mittag —, ins Licht gebracht werden die Zoosporen prompt binnen 1—10 min entleert.

[2] In einem solchen Fall gelang es, sie in 0,5 Rohrzucker (der deutlich plasmolysiert) zum vorzeitigen Austritt zu bringen; es bleiben dann — in Rohrzucker — die Geißeln unbewegt und die contractilen Vacuolen funktionieren nicht.

Die reifen oder nahezu reifen Sporangien erkennt man daran, daß der Chromatophor wieder ausgebreitet dorsal liegt und sich nicht bewegt. Seltener kommen auch reife Sporangien mit unbewegtem Chromatophor in Flankenstellung vor; da der Austritt der Zoospore auch in ihnen beobachtet wurde, sind sie sicher reif. Gegenüber vegetativen Zellen und jüngsten Sporangien, die eben erst ihre Papille gebildet haben, besteht der Unterschied, daß auf den ersten Blick hin kein Pyrenoid vorhanden zu sein scheint (WESLEY schreibt für *scutata*: "The pyrenoid is not visible in any of the spores studied"). Dies kommt daher, daß es seine sonst so auffallende Stärkehülle verloren oder minimal ausgebildet hat und sich von den dichtliegenden Stromastärkekörnern nicht abhebt bzw. in ihnen nur als leerer Hof erscheint. Die Stromastärke selbst ist in den Sporangien im Vergleich zu anderen Thalluszellen sehr kleinkörnig, sie wird zu Beginn der Entwicklung völlig umgebaut; wie dies geschieht, ist schwer zu sagen, stärkelose Stadien wurden nicht beobachtet, wohl aber Sporangien mit weniger Stärke als in anderen Thalluszellen. Manchmal kehren sich die Verhältnisse um: Zu gewissen Zeiten der Untersuchung waren die vegetativen Zellen fast stärkelos, während die Sporangien wie sonst reichlich Stärke führten; offenbar handelte es sich um Hungerzustände des Thallus.

Außerdem enthalten reife Sporangien öltropfenartig aussehende, kugelige Körper, die zu vielen im chromatophorenfreien Raum des Protoplasten liegen. Sie sind schon PRINGSHEIM und WESLEY aufgefallen. Sie geben keine Färbung mit OsO_4 und Sudan III; in Neutralrot treten gefärbte Kugeln wie in vegetativen Zellen auf, die Hauptmenge der Körper bleibt aber ungefärbt. Sie bedürfen einer eingehenden mikrochemischen Untersuchung. Es handelt sich, wie schon die früheren Untersucher annahmen, jedenfalls um Reservesubstanz (in den Keimlingen erfolgt Abbau). Solche Körper finden sich in geringerer Anzahl unter Umständen auch in manchen vegetativen Zellen.

Am wenigsten fallen reife Sporangien durch die Abhebung ihres Inhalts — der Zoospore — von der Zellwand auf. Die Abhebung ist sehr geringfügig und wird nur bei sehr genauer Betrachtung sichtbar; manchmal ist sie gar nicht erkennbar.

Die Oscillation spielt sich in den jungen Sporangien entweder an einer Flanke ab — der Chromatophor dreht sich dann über die Flanke zur Dorsalwand und wieder zurück über die gleiche Flanke auf die Ventralwand usw., pendelt also um etwa 180°; oder die mittlere Lage befindet sich an der Ventralwand und der Chromatophor verschiebt sich einmal zur einen Flanke hin, dann über die Ventralseite zur anderen und wieder zurück, pendelt also wieder um 180°. Außerdem kommt selten auch Pendeln um etwa 180° an der dorsalen Wand vor. Vor allem aber gibt es sehr viele individuelle Abweichungen von diesem

Schema: Fast jedes Sporangium zeigt Eigentümlichkeiten, indem die Pendelausschläge verschieden lang sind und ein bunter Wechsel der Phasendauer besteht. Am häufigsten ist Oscillation an der Ventralseite. Ob eine zeitliche Aufeinanderfolge verschiedener Typen besteht oder ob es sich um zufällige individuelle Varianten handelt, konnte nicht festgestellt werden. Jedenfalls scheint kein Tagesrhythmus vorhanden zu sein, denn am Morgen findet man kaum weniger Sporangien mit oscillierendem Chromatophor in allen Lagen als am Abend und ebenso am Morgen wie am Abend jüngste Sporangien mit Papille; aber noch mit unbewegtem dorsal liegendem Chromatophor. Nur die letzten Reifungsstadien sind in der Regel an die späten Nachtstunden gebunden.

Wie die Rotation auf die Haaransatzstelle so ist die Oscillation auf die Papille zentriert. Es wurde nur eine einzige Ausnahme beobachtet, die aber besonders räumlich-mechanische Ursachen hatte: Hier pendelte der Chromatophor nicht um die Papille herum, sondern auf sie zu und von ihr weg, weil die Zelle unterhalb der Papille eine Einfaltung besaß, die eine Aufwulstung des Chromatophors bzw. des ihn bewegenden Plasmas hervorrief. Die Zentrierung auf die Papille erklärt sich nicht etwa rein mechanisch aus der langgestreckten Zellform, denn die Bewegung läuft auch in ± isodiametrischen Sporangien zentriert ab (Abb. 8c—e, 10a, b).

Der Ablauf der Pendelbewegung läßt sich am besten an einigen Einzelfällen erläutern. Die Beobachtungen wurden zu ganz verschiedenen Tages- und Nachtzeiten (einmal bis Mitternacht) und im Verlauf von 8 Wochen angestellt. In dem auf Abb. 7 dargestellten Fall pendelte der Chromatophor in dem im Bild oben liegenden Sporangium zwischen einer leicht überdrehten ventralen Lage und einer überdrehten Flankenlage um etwas mehr als 180°, und zwar wurden die kurzen Ruhelagen um 17^{45}, $17^{54\,1/2}$, 18^{02} und so fort in Abständen von $7^1/_2$—$9^1/_2$ min durchlaufen[1]. Abb. 7a stellt eine ungefähr mittlere Lage um 18^{25} dar, zu welchem Zeitpunkt die Beobachtung abgebrochen wurde. In dem im Bild unteren Sporangium lagen die Ruhepunkte um 17^{45} (zufällig gleich wie im anderen Sporangium), um 17^{52}, 18^{00}, 18^{07} usw., der Chromatophor pendelte in 7—8 min von ventral bis fast dorsal an einer Flanke, also um etwas weniger als 180°. In Abb. 7a (unten) ist der Zeitpunkt kurz vor Erreichung der Ventrallage dargestellt.

Im Fall der Abb. 8a und b pendelte der Chromatophor ventral um etwa 180° mit einer Phasendauer von 4—5 min (9^{50}, 9^{55}, 9^{59}, 10^{03}, $10^{07\,1/2}$ usw.). In einem ähnlichen Fall von ventraler Oscillation lagen die

[1] Beobachtungsfehler bis zu 20 sec kommen wohl vor, denn der Stillstand ist bei nicht sehr günstiger Lage des Chromatophors nicht leicht festzustellen; auffallend ist erst die Wiederaufnahme der Bewegung in umgekehrter Richtung. Die Bewegungsphasen wurden in Abständen von 1—2 min skizziert.

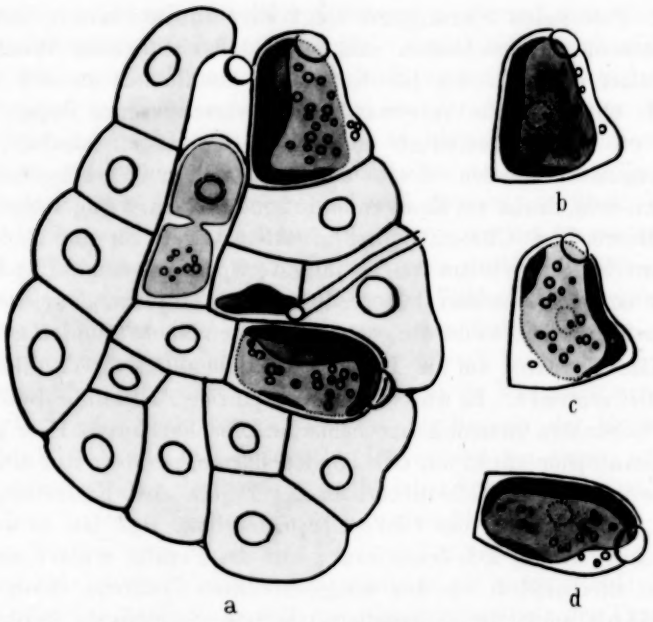

Abb. 7. a Thallus mit zwei primären Sporangien und einer Durchwachsung, in der Initiale der Chromatophor in Teilung; in den anderen Zellen ist nur schematisch das Pyrenoid eingezeichnet; b, c das obere Sporangium mit ventral oszillierendem Chromatophor in den beiden extremen Lagen um $17^{54\,1}/_{2}$ (b, halbdorsale Lage) und 18^{02} (c, fast ventrale, etwas überdrehte Lage); d das andere Sporangium mit halb dorsaler Lage des Chromatophors, in a mit fast ventraler Lage. — Verg. wie Abb. 1

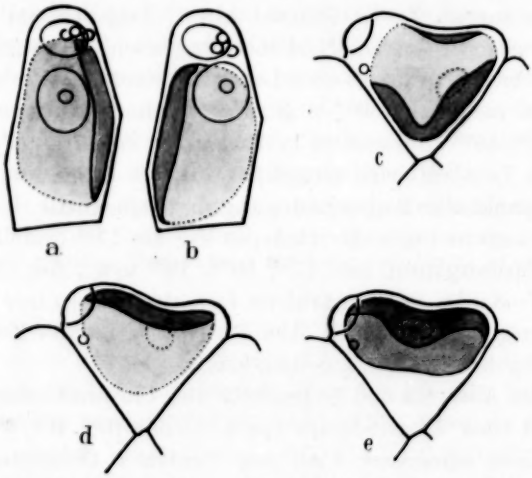

Abb. 8. a, b primäres Sporangium mit ventral oscillierendem Chromatophor in den beiden Extremlagen, a um 9^{55}, b um 9^{59}; die 3 Tropfen bei der Öffnungspapille pendeln nicht mit, der Zellkern geht hin und her. c—e primäres Sporangium mit ventral oszillierendem Chromatophor, c um 19^{47} in der einen Extremlage, e um $19^{54\,1}/_{2}$ in der anderen Extremlage, d in einer Zwischenlage um 19^{58}; ein Tropfen links im Bild bleibt fast unbewegt. — Vergr. wie Abb. 1

Ruhepunkte in Abständen von $6^1/_2$, $6^1/_2$, 7, 5 und 6 min. Abb. 8c—e zeigt die auf die Papille zentrierte Oscillation in einem fast isodiametrischen, gelappten Sporangium. Es erfolgte Bewegung in der einen Richtung von 19^{47} bis $19^{53\,1/2}$, dann Stillstand bis $19^{55\,1/2}$, dann Rückbewegung bis 20^{01}, Stillstand bis 20^{02}, umgekehrte Bewegung bis 20^{08} usw. mit einer Phasendauer von $5^1/_2$—$6^1/_2$ min. In dem früher genannten Ausnahmefall einer nicht auf die Papille zentrierten Oscillation betrug die Dauer 6—8 min.

In der gleichen Weise verhielten sich die meisten anderen beobachteten Sporangien. Besonders erwähnenswert ist ein Fall eines in ein Sporangium umgewandelten einzelligen Keimlings (Abb. 9). Der

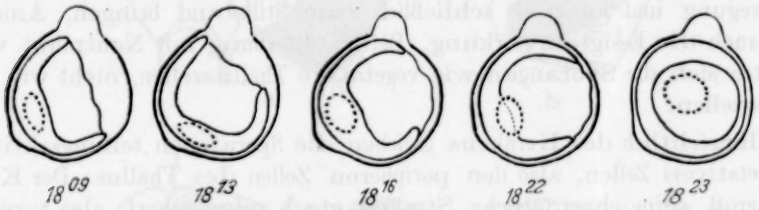

Abb. 9. Einzelliger Keimling, in ein Sporangium umgewandelt, im Bild oben die Öffnungspapille; napfförmiger, pendelnder Chromatophor, 19^{09} im Profil, 19^{23} von der Fläche gesehen; Pyrenoid mit feinkörniger, minimaler Stärkehülle. (Nähere Erläuterung im Text.) — Vergr. wie Abb. 1

napfförmig eingekrümmte Chromatophor bewegte sich hier maximal um etwa 90° — und zwar, wie alle pendelnden Chromatophoren, immer in der gleichen Bahn, aber mit stark wechselnder Weglänge und Geschwindigkeit.

Von der zufälligen Ausgangslage um 18^{09} bewegte er sich bis 18^{13} ein kleines Stück zurück, dann bis 18^{16} vorwärts, bis 18^{19} wieder bis zur Lage um 18^{13} zurück (nicht abgebildet), und nun bis 18^{22} um etwa 90° weit vorwärts, dann bis 18^{26} in die Lage um 18^{16} zurück, dann wieder maximal vorwärts, bis um 18^{30} die Lage von 18^{23} wieder erreicht war, dann bis 18^{34} ungefähr in die Lage von 18^{09} zurück, dann bis 18^{36} ein kleines Stück vor, bis 18^{39} etwas zurück, bis 18^{42} etwas vorwärts, bis 18^{44} etwas zurück und bis 18^{48} stark vorwärts in die Lage von 18^{23}, daraufhin wieder zurück usw. Von den 30 Zeichnungsskizzen sind hier nur 5 wiedergegeben.

Solche Unregelmäßigkeiten kommen auch in Sporangien alter Thalli manchmal vor. Es kann die Bahnlänge wechseln, einzelne Stillstände können sich auf 2—3 min oder noch mehr ausdehnen, und vielleicht verändert sich auch die Geschwindigkeit, was schwer kontrollierbar ist. Daß aber die Bewegung, abgesehen von einer kurzen Zeitspanne nach und vor den Ruhepunkten, gleichförmig ist, läßt sich mit entsprechender Übung sehr gut abschätzen. Die Übung gewinnt man aus dem Vergleich mit der Rotation, die ja gleichförmig ist; man kann dann auch die veränderten Winkelgeschwindigkeiten „gefühlsmäßig" richtig einkalkulieren. Vor allem zeigt die Anvisierung des Chromatophorenrandes

oder des Pyrenoids im Zenith der Bahn, daß das Bewegungsverhalten das gleiche wie bei Rotation ist.

Sporangien mit an der Flanke oder dorsal pendelndem Chromatophor verhalten sich grundsätzlich nicht anders als solche mit ventral pendelndem Chromatophor; es kommen in allen Fällen regelmäßige und ziemlich unregelmäßige Rhythmen vor und auch die Geschwindigkeit ist in den gleichen Grenzen in verschiedenen Sporangien verschieden.

Die individuellen Unterschiede sind groß, doch anscheinend nicht so bedeutend, wie sie in den Haarzellen für die Rotation beobachtet wurden. Wie in den Haarzellen verlangsamt mäßige Plasmolyse die Bewegung und kann sie schließlich zum Stillstand bringen. Analog ist auch die Essigsäurewirkung. Bei Vitalfärbung mit Neutralrot verhalten sich die Sporangien wie vegetative Thalluszellen, nicht wie die Haarzellen.

Hinsichtlich des Kernbaus gleichen die Sporangien teilungsaktiven vegetativen Zellen, also den peripheren Zellen des Thallus: Der Kern ist groß, seine chromatische Struktur stark aufgelockert, also typisch interphasisch, im Gegensatz zu den kleinen, dicht strukturierten Kernen der teilungsinaktiven Thalluszellen und der Haarzellen (Abb. 1 und 3).

Der Bau des Protoplasten ist von dem der Haarzellen etwas verschieden. Während bei diesen meist nur eine große antapikale Vacuole vorhanden ist, liegen in den Sporangien im chromatophorenfreien Raum mehrere Zellsaftvacuolen. Oft ist allerdings eine antapikale besonders groß (Abb. 10c—e). Die kleineren Vacuolen liegen meist frei, platten sich also nicht oder kaum gegeneinander ab; die größeren schließen manchmal zu Waben zusammen (Abb. 10a und b). Das Plasma ist zweifellos ebenso hoch viscos wie das der Haarzellen, denn es finden in ihm keine stärkeren Verschiebungen lipoidartiger Tropfen statt und mikrosomenartige Körper zeigen keine Brownsche Molekularbewegung. Verschiebungen der Plasmaeinschlüsse gegeneinander sind nur nach längerer Beobachtung erkennbar. Wohl aber bewegen sich alle Einschlüsse und auch die Vacuolen gemeinsam mit der Pendelbewegung mit; allerdings, wie die genaue Beobachtung ergibt, nicht immer genau synchron mit dem Chromatophor.

Die Art der Bewegung ist offenbar grundsätzlich die gleiche wie im Fall der Rotation in den Haarzellen, es bewegt sich also genau genommen nicht der gesamte Protoplast abzüglich seiner äußersten festen, unbewegten Schichte. Allerdings ist dies viel schwieriger als in den Haarzellen festzustellen; vielmehr ist der erste Eindruck der, daß die gesamte Plasmamasse samt Vacuolen pendelt. Dies kommt daher, daß der Chromatophor entlang der ganzen Zelle ausgebreitet ist, also

das Plasma, das den Chromatophor bewegt bzw. in Interaktion mit ihm steht, ebenfalls durch die ganze Zelle sich erstreckt und somit das gesamte Plasma viel mehr alteriert ist als im Falle der Haarzellen. Auch der Zellkern wird von der Bewegung ergriffen (Abb. 8a und b). In den Haarzellen rotiert nur ein relativ kleiner Teil des Plasmas synchron mit dem Chromatophor und verschiebt die Vacuolengrenzen (vgl. die Abbildungen 1960). Im übrigen ist ein Asynchronismus und das Nachhinken von Einschlußkörpern bei Rotation eo ipso viel leichter beobachtbar als bei einer Hin- und Herbewegung. Trotzdem gelingt es auch

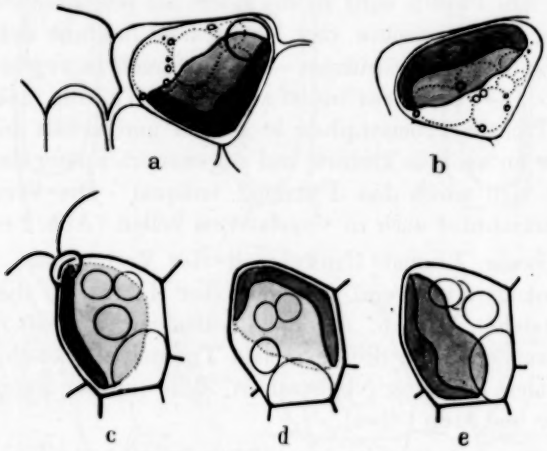

Abb. 10. a u. b primäres Sporangium mit ventral pendelndem Chromatophor in beiden Extremlagen um 19^{46} und 19^{52}. Außer dem Chromatophor sind einige Vacuolen (punktiert) und Tröpfchen eingezeichnet, der Tropfen im Bild links unten wird nicht mitbewegt. c—e primäres Sporangium mit vorwiegend ventral pende-ndem Chromatophor um 19^{19}, 19^{22} und 19^{28}; d und e die beiden Extremlagen; ausgezogen einige der Vacuolen, die sich verschieben (auch in der Vertikalen!); Öffnungspapille nur in a und c dargestellt. — Vergr. wie Abb. 1

in den Sporangien unter günstigen Umständen, festzustellen, daß einzelne Einschlußkörper langsamer als der Chromatophor ihre Lage verändern (Abb. 8 und Abb. 10a und b). Daß es sich nicht um Körper handelt, die in der starren peripheren Plasmaschichte fixiert sind, ergibt sich daraus, daß sie überhaupt bewegt werden. Die Einschlußkörper gelangen nach einer Hin- und Herbewegung auch nicht exakt in ihre Ausgangslage, was mit Verschiebungen der Vacuolen gegeneinander zusammenhängt. Eine exakte Analyse des Bewegungsablaufs ist im Fall der Sporangien freilich sehr schwierig.

Die letzten Stadien der Zoosporenreifung wurden nicht eingehender untersucht. Es scheint dabei Entwässerung und weitere Bildung der charakteristischen kugeligen Reservekörper zu erfolgen. Das Vacuolensystem muß sich stark umbilden, denn die ausgetretenen Zoosporen enthalten keine größeren Vacuolenwaben, sondern in großer Anzahl (nicht nur 2!) winzig kleine kontraktile Vacuolen.

Die Oscillation in den sekundären Initialen der Zoosporangien

Wie erwähnt, können subterminale Fadenzellen entleerte primäre Sporangien *durchwachsen*. Schon gleichzeitig mit der Entleerung der Zoospore wölbt sich infolge des nachlassenden Turgordrucks die Querwand meniscusartig in das Sporangium vor. Dann wächst die subterminale Zelle in den Hohlraum des Sporangiums hinein und teilt sich bei Erreichung einer entsprechenden Länge quer. Die Teilung erfolgt, bevor ihr Scheitel den Scheitel des Sporangiums erreicht hat (Abb. 11). Die apikale Tochterzelle wird weiterhin zu einem sekundären Sporangium, ihre Papille wird in das Loch der primären Papille hinein gebildet. Der Chromatophor der Mutterzelle beginnt sich schon vor der Zellteilung tief einzuschnüren — dies ist auch in vegetativen Zellen der Fall, Abb. 2 —, und zwar meist so, daß die Teilung inäqual erfolgt: Der apikale Tochterchromatophor ist größer und erhält das ungeteilte Pyrenoid, der antapikale kleiner und regeneriert später das Pyrenoid; seltener teilt sich auch das Pyrenoid inäqual. Die Pyrenoidteilung unterbleibt manchmal auch in vegetativen Zellen (Abb. 2 rechts oben).

Ausnahmsweise kommt Umkehrung der Verhältnisse vor, wie ja auch die Öffnungspapille und das Haar der Haarzellen ausnahmsweise antapikal entstehen können. Auch die Zellteilung verläuft inäqual, und immer wird zunächst nur die terminale Tochterzelle zu einem Sporangium, die andere zu einer vegetativen Zelle (später kann sie wieder durchwachsen und sich teilen).

Diese Vorgänge und die weiter zu schildernden spielen sich in Pflanzen mit entsprechender physiologischen Stimmung für Zoosporenbildung in der angegebenen Weise ab. Gegen Ende der Untersuchung ließ die Sporenbildung nach und die Durchwachsungen führten zu zwei vegetativen Zellen, oder es unterblieb auch schon die Zellteilung.

In der noch ungeteilten Initiale liegt der Chromatophor wie in anderen vegetativen Zellen dorsal und ist unbewegt. Sobald sein Teilungsspalt sichtbar wird und tiefer greift, pendelt er dorsal — und zwar ausnahmslos dorsal —, ebenso pendeln die nur mehr an einem dünnen Isthmus zusammenhängenden Tochterchromatophoren, und schließlich pendeln auch die Tochterchromatophoren nach der Scheidewandbildung — alle immer dorsal und nur um ein kleines Stück (Abb. 11). Die nunmehr sekundär subterminale Tochterzelle bildet dann einen ausgebreiteten unbewegten Chromatophor aus, während die Bewegung des Chromatophors in der terminalen Tochterzelle vermutlich kontinuierlich in die kräftigere Oscillation im Sporangium übergeht. Da keine kontinuierlichen Beobachtungen angestellt wurden, läßt sich der Ablauf der Ereignisse nur rekonstruieren; manches bleibt unklar, so z. B. der genaue Zeitpunkt, an dem die Chromatophorenbewegung aufgenommen wird.

Der Chromatophor der Mutterzelle ist im Vergleich zu dem vegetativer Zellen klein und greift nicht auf die Seitenwände der Zelle über. Die Stärkekörner sind meist auffallend kleiner als in vegetativen Zellen, und auch die Stärkehülle des Pyrenoids wird, wie in den primären Sporangien, mehr oder weniger unkenntlich. Die Oscillation des noch

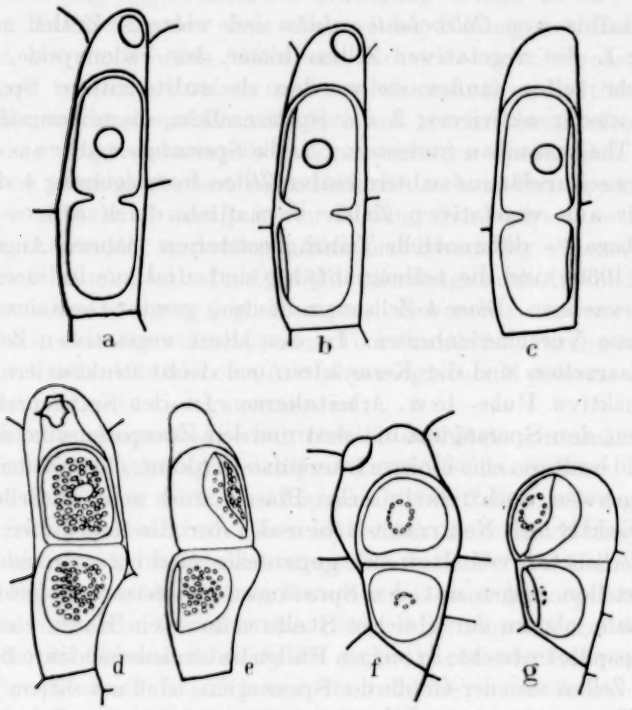

Abb. 11. Initialen sekundärer Sporangien mit dorsal pendelndem Chromatophor, in a—c der Chromatophor in Teilung, a um 20°°, b um 20°³, c um 20°⁶, Phasendauer etwa 3 min; d und e knapp nach der Zellteilung (Scheidewand noch sehr dünn, Tochterkerne — nicht gezeichnet — noch ihr anliegend): Die Tochterchromatophoren pendeln gegensinnig, Phasendauer ¾ min; f und g wie d und e, die Tochterchromatophoren pendeln gleichsinnig, Phasendauer 1 min. — Vergr. wie Abb. 1

nicht durchgeteilten Chromatophors geht in allen seinen Abschnitten im großen ganzen gleichmäßig vor sich, d. h., es gibt keine auffallenden Verbiegungen; doch kann sich der Spalt, wenn der Chromatophor fast ganz durchgeteilt ist, einseitig erweitern oder verengen, woraus folgt, daß die beiden Hälften doch nicht ganz gleich bewegt werden. Nach der Zellteilung bewegen sich die Tochterchromatophoren manchmal noch synchron (Abb. 11 f und g), manchmal aber sehr deutlich asynchron mit beliebiger Phasenverschiebung (Abb. 11 d und e), sind somit ganz selbständig geworden.

Die Amplitude des noch ungeteilten Chromatophors wie der Tochterchromatophoren ist immer vergleichsweise gering. Sie beträgt etwa 30—60°, selten bis gegen 90°. Die Phasendauer ist immer sehr kurz, sie beträgt nur 45—60 sec. Die Stillstände sind kaum meßbar kurz. Wie sonst kommen individuelle Unterschiede und Unregelmäßigkeiten vor.

Besprechung

Im Thallus von *Coleochaete soluta* sind viererlei Zellen zu unterscheiden: 1. die vegetativen Zellen hinter der Fadenspitze, die sich nicht mehr teilen (außer sie werden als subterminale Sporangien-Initialen wieder aktiviert); 2. die Spitzenzellen, die teilungsfähig sind und den Thallusaufbau fortsetzen; 3. die Sporangien, die aus Spitzenzellen oder sekundär aus subterminalen Zellen hervorgehen; 4. die Haarzellen, die aus vegetativen Zellen vermutlich durch eine — schwer nachweisbare — differentielle Teilung entstehen (nähere Angaben bei GEITLER 1960) und die teilungsunfähig sind und nur in ihrem Haarabschnitt wachsen. Diese 4 Zellsorten besitzen gewisse Gemeinsamkeiten und gewisse Verschiedenheiten. In den alten vegetativen Zellen und in den Haarzellen sind die Kerne klein und dicht strukturiert, sie sind teilungsinaktive Ruhe- bzw. Arbeitskerne. In den Spitzenzellen, den Sporangien, den Sporangien-Initialen und den Zoosporen sind die Kerne größer und besitzen eine lockere Interphasestruktur; diese Zellen dürften schätzungsweise auch relativ mehr Plasma und weniger Zellsaft enthalten. Elektiv mit Neutralrot färben sich nur die Haarzellen, die drei anderen Zellsorten verhalten sich gegenteilig und untereinander gleich. Die Haarzellen zeigen mit den Sporangien insofern eine gewisse Verwandtschaft, als an der gleichen Stelle einmal ein Haar, einmal eine Öffnungspapille entsteht; in einigen Fällen traten intermediäre Bildungen auf, d. h. Zellen von der Größe der Sporangien, aber mit einem papillenartigen Haar statt einer Öffnungspapille und mit pendelndem statt rotierendem Chromatophor. In den Haarzellen allein rotiert der Chromatophor und oscilliert nur ausnahmsweise (vgl. auch die Beobachtungen an fünf anderen Arten, GEITLER 1960); in den jungen primären Sporangien und den Initialen oscilliert er dagegen regelmäßig und rotiert niemals; in allen anderen Zellen, auch rückgebildeten Haarzellen, ist er unbewegt. Spezifische Unterschiede im Plasmolyseverhalten und hinsichtlich der Permeabilität sind nicht vorhanden oder sind durch stark streuende individuelle Unterschiede überdeckt. Starke individuelle Unterschiede zeigen sich auch in der Schnelligkeit der Rotation; sie mit Unterschieden der osmotischen Werte zu koordinieren war nicht möglich, doch wären eingehendere Untersuchungen vielleicht aufschlußreicher.

Die Chromatophorenbewegung — Rotation und Oscillation — ist also einmal verbunden mit völliger Teilungsinaktivität (in den Haar-

zellen), tritt aber andererseits als Oscillation in den teilungsaktiven sekundären Sporangien-Initialen auf, aber wieder nicht in den ebenfalls teilungsaktiven vegetativen Spitzenzellen; die primären Sporangien entstehen aus teilungsaktiven Zellen, ihr Kern besitzt Interphasestruktur, und sie sind in gewisser Hinsicht teilungsaktiv, doch wird die Oscillation bei der Reifung eingestellt. Die Bewegung erfolgt in den mitotisch inaktiven Haarzellen, die aber während der Bildung des Haars — das vielleicht bis zu seinem Absterben wächst — sehr wachstumsaktiv sind, ferner in den mitotisch und wachstumsaktiven Initialen, unterbleibt aber in den ebenfalls mitotisch und wachstumsaktiven Spitzenzellen; sie erfolgt andererseits in den primären Sporangien mit ihrer besonderen physiologischen Aktivität, die sich in einem auffallenden Umbau der Stärke — und ja in der Bildung der Zoospore — kundgibt. Das Bild ist also sehr verwirrend, Sinn und Zweck der Plasmabewegung bleiben durchaus rätselhaft. Dies gilt allerdings auch für andere spontane Plasmabewegungen (vgl. KAMIYA). Besonders unerwartet ist die Oscillation in der sekundären basalen Tochterzelle bei Durchwachsungen; sie läßt sich allenfalls als eine Art physiologischer Hysterese auffassen, womit freilich nicht viel gewonnen ist.

Zunächst ist kaum *mehr* ersichtlich, als daß Rotation und Oscillation an bestimmte physiologisch aktive Zustände bestimmter Zellsorten gebunden sind, die in anderen, sonstwie aktiven Zellen, wie den Spitzenzellen, nicht gegeben sind. Dies ist freilich keine Erklärung, sondern eine Umschreibung der Beobachtungstatsachen. Für die Haarzellen läßt sich allenfalls vermuten, daß die Rotation mit einer Absorptionsfunktion des Haars verbunden ist (GEITLER 1960). Allerdings stimmt dazu nicht die gerade bei *Colechoaete soluta* oft zu beobachtende Rotation in verstümmelten Haarzellen mit leerer Haarscheide; sie ließe sich zur Not als vorübergehendes, funktionsloses Weiterlaufen auffassen — schließlich wird ja die Rotation in überalterten Haarzellen tatsächlich eingestellt und sie wandeln sich in gewöhnliche Thalluszellen um.

Die mehr oder weniger fragwürdigen Theorien der Mechanik der Plasmabewegungen (zusammenfassend KAMIYA) auf Grund der fast nur deskriptiven Daten von *Coleochaete soluta* zu vermehren, wäre sinnlos. Gewiß ist nur, daß die Chromatophorenbewegung der Coleochaeten von bekannten Plasmabewegungen stark abweicht, denn sie findet — abgesehen von der selbstverständlich unbewegten äußersten Plasmaschichte — partiell im Protoplasten und in den Haarzellen lokalisiert in der Zelle statt (dies läßt sich noch besser für die Haarzellen von *Coleochaete orbicularis, scutata, nitellarum* und *Chaetotheke reptans* zeigen; GEITLER 1960). In den Sporangien von *Coleochaete soluta* ist allerdings oft oder meist der Grenzfall einer den ganzen Protoplasten innerhalb der peripheren Schichte umfassenden Bewegung realisiert. Bemerkenswert

ist aber immerhin das verschiedene Verhalten an den beiden Enden des noch nicht durchgeteilten Chromatophors in den Initialen der sekundären Sporangien: hier sind offenbar kleine Unterschiede der Bewegung vorhanden, die die Weite des Teilungsspalts einseitig verändern.

Daß die Oscillation als modifizierte, unvollkommene oder gehemmte Rotation aufzufassen ist, wurde schon früher gezeigt (GEITLER 1960). Die willkürliche Umänderung der Rotation in — wenn auch nur vorübergehende — Oscillation in den Haarzellen von *Coleochaete soluta* durch Essigsäureeinwirkung macht dies auf andere Weise deutlich. Allerdings ist der Ausdruck „Hemmung" nicht wörtlich zu nehmen, denn in den spontan oscillierenden Chromatophoren der Sporangien und Initialen ist sie in ihrer Art *regelmäßig* — gleichbleibender Ort, ungefähr gleichbleibende Bahnlänge, meist gleichbleibende Geschwindigkeit —, hat also ihr charakteristisches Gepräge und erscheint so betrachtet keineswegs bloß als eine mehr zufällige oder gar pathologische Abänderung der Rotation.

Zusammenfassung

In den gesunden Haarzellen von *Coleochaete soluta* findet spontane Rotation des Chromatophors und angrenzender Plasmabezirke in der gleichen charakteristischen Weise wie in den Haarzellen von fünf anderen Arten statt. Auch in stark defekten Haarzellen läuft die Rotation noch weiter. In primären wie sekundären jungen Zoosporangien erfolgt ausnahmslos Oscillation, und zwar meist um 180° an der ventralen Seite und mit einer Phasendauer von kaum 4 bis mehreren Minuten. Sie ist, wie die Rotation in Haarzellen auf die Haarbasis, auf die Öffnungspapille zentriert. Entlang kürzerer Wegstrecken und mit der Dauer von $^3/_4$—1 min pendelt der Chromatophor in den Initialen der sekundären Sporangien und ihren Tochterzellen. In allen Sporangien findet ein charakteristischer Umbau der Stärke statt, der auch die Pyrenoidstärke ergreift.

Rotation findet ausnahmslos in den teilungsinaktiven, aber wachstumsaktiven Haarzellen statt, Oscillation ausnahmsweise in physiologisch minderwertigen Haarzellen, regelmäßig aber in den jungen Sporangien, doch nicht in den späten Stadien reifender Sporangien, deren Chromatophor ruht; ebenso ruht der Chromatophor in den Zoosporen, doch kann sich schon ein einzelliger Keimling in ein Sporangium umbilden, dessen Chromatophor dann genau so wie in einem Sporangium eines vielzelligen Thallus pendelt.

Die Oscillation ist, so bezeichnend sie für die jungen Sporangien ist, eine abgeänderte oder unvollkommene Rotation; dies läßt sich auch

durch experimentelle Überführung der Rotation in oscillierende Bewegung unter Essigsäurewirkung zeigen.

Nur die Haarzellen, genauer ihr basaler Teil, nicht das Haar selbst, geben eine elektive Vitalfärbung mit Neutralrot (und Methylenblau). Zellspezifische Unterschiede im Plasmolyseverhalten und in der Permeabilität sind in ersten orientierenden Versuchen mit Rohrzucker, Traubenzucker, KNO_3 und Harnstoff nicht nachweisbar; sie werden, falls vorhanden, durch stark streuende individuelle Unterschiede überdeckt. Rhodamin B ergibt keine zellspezifische Färbung.

Mittels stark verdünnter Essigsäure und auch auf andere Weise läßt sich eine reversible Veränderung der vitalen Kernstruktur hervorrufen, wobei die Rotation oft kaum oder nur vorübergehend alteriert wird. Ebenso erfolgt in Essigsäure, Milchsäure und bei anderen leichten Schädigungen, unter Umständen auch scheinbar spontan, eine in den Anfangsstadien wieder zurückgehende Chromatophoren„streifung", d. h. ein Sichtbarwerden der submikroskopischen Lamellierung (beginnende „vacuolige Degeneration"); sie tritt fast immer am Vorderende des rotierenden Chromatophors auf, in anderen Chromatophoren an beliebigen Randstellen; Rotation und Oscillation werden zunächst nicht beeinträchtigt.

Das Pyrenoid teilt sich bei der Teilung des Chromatophors erst spät, die Tochterpyrenoide sind daher randständig; im rotierenden Chromatophor liegt das Pyrenoid meist dem hinteren Rand genähert (weshalb, ist ungeklärt). Bei manchen vegetativen Teilungen und meist bei der Teilung der Initialen der sekundären Sporangien teilt sich das Pyrenoid nicht mit und wird in dem einen Tochterchromatophor neu gebildet.

Zusatz bei der Korrektur: Wie orientierende Beobachtungen an *C. soluta* und eingehendere an *C. nitellarum* zeigten, oscilliert der Chromatophor auch in den Oogonien eines bestimmten, frühen Altersstadiums. (Zur Entwicklungsgeschichte und Chromatophorenbewegung von Coleochaeten, Öst. bot. Z. **107**, 1960, im Druck).

Literatur

Bancher, E., u. K. Höfler: Protoplasma und Zelle. In H. Linser, Grundlagen der Vitalchemie. Wien 1959.

Bauer, L.: Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte und Physiologie der Plastiden von Lebermoosen. Flora (Jena) **136**, 30—84 (1942/43).

Belar, K.: Über die reversible Entmischung des lebenden Protoplasmas. I. Protoplasma **9**, 209—244 (1930).

Biebl, R.: Einige zellphysiologische Beobachtungen an Hookeria lucens. Öst. bot. Z. **89**, 300—306 (1940).

Drawert, H.: Die Aufnahme der Farbstoffe. Vitalfärbung. In Ruhlands Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. 2, S. 252—289. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1956.

Düringer, Ingeborg: Über die Verteilung epiphytischer Algen auf den Blättern wasserbewohnender Angiospermen usw. Öst. bot. Z. **105**, 1—43 (1958).

Geitler, L.: Normale und pathologische Anatomie der Zelle. In Ruhlands Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. 1, S. 123—167. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1955.

Geitler, L.: Spontane Rotation des Chromatophors, lokalisierte Plasmaströmung und elektive Vitalfärbung in den Haarzellen von Coleochaeten. Öst. bot. Z. **107**, 45—79 (1960).

Heitz, E.: Untersuchungen über den Bau der Plastiden. I. Die gerichteten Chlorophyllscheiben der Chloroplasten. Planta (Berl.) **26**, 134—163 (1926).

Herwerden, M. A. van: Reversible Gelbildung in den Zellen eines mehrzelligen Organismus. Biol. Zbl. **44**, 579—582 (1924).

Kamiya, N.: Protoplasmic streaming. Protoplasmatologia VIII, 3a. Wien 1959.

Lewis, M. R.: Reversible gelation in living cells. Bull. Johns Hopk. Hosp. **34**, 373—379 (1923).

Mack, B.: Morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Chrysophyceen. Öst. bot. Z. **98**, 249—279 (1951).

Pringsheim, N.: Beiträge zur Morphologie und Systematik der Algen. III. Die Coleochaeten. Pringsh. Jb. wiss. Bot. **2**, 1—38 (1860).

Strugger, S.: Beitrag zur Kolloidstruktur des pflanzlichen Ruhekerns. Protoplasma **10**, 363—378 (1930).

Wesley, C. Ophelia: Asexual reproduction in Coleochaete. Bot. Gaz. **86**, 1—31 (1928).

Zeiger, K.: Zum Problem der vitalen Struktur des Zellkerns. Z. Zellforsch. **22**, 607—632 (1935).

Prof. Dr. L. Geitler, Botanisches Institut der Universität Wien, Wien III/40, Rennweg 14, Österreich

Planta 55, 143—152 (1960)

Aus dem Botanischen Institut der Universität Tübingen

EINE MIT XENONBÖGEN AUSGERÜSTETE INTERFERENZFILTER-MONOCHROMATORANLAGE FÜR KURZWELLIGE SICHTBARE UND LANGWELLIGE ULTRAVIOLETTE STRAHLUNG

Von

H. Mohr und G. Schoser

Mit 6 Textabbildungen

(Eingegangen am 20. April 1960)

1. Einleitung

Kürzlich haben wir eine Interferenzfilter-Monochromatoranlage beschrieben (Mohr und Schoser 1959), bei der Schmalfilmlampen (Wolframglühfaden, 500 bzw. 750 W, 110 V) als Strahlungsquellen dienen. Auf Grund der spektralen Energieverteilung der von diesem Temperaturstrahler ausgesandten Strahlung ist diese Anlage besonders für den längerwelligen Anteil (etwa 500—800 mμ) des uns interessierenden Spektralbereichs (etwa 340—800 mμ) geeignet; im kurzwelligen Bereich des sichtbaren Spektrums und im langwelligen UV sind die maximal erzielbaren Intensitäten für unsere biologischen Fragestellungen zu gering. Da die gegenwärtigen Probleme der pflanzlichen Photobiologie (z. B. die Beurteilung der photochemischen Funktion von Carotinoiden oder Flavoproteiden in vivo auf Grund der Wirkungsspektren) monochromatische Strahlung relativ hoher Intensität (in Verbindung mit relativ großen, homogen ausgeleuchteten Flächen) im Bereich des nahen UV erfordern, haben wir versucht, eine weitere Anlage zu konstruieren, die uns auch den kurzwelligen sichtbaren und den langwelligen ultravioletten Spektralbereich mit den erforderlichen Intensitäten bei ausreichender Größe der monochromatisch ausgeleuchteten Fläche erschließt.

Hierbei konnten wir einmal von den neuerdings entwickelten, auf Grund ihrer Emission für den kurzwelligen Spektralbereich besonders geeigneten Xenon-Hochdrucklampen (Xenon-Bögen) Gebrauch machen, andererseits stehen jetzt auch von seiten der Firma Schott und Gen., Mainz, Interferenzlinienfilter (sowohl einfache wie auch Doppellinienfilter) im Bereich des langwelligen UV zur Verfügung. Es lag deshalb nahe, auch für den fraglichen Spektralbereich eine Interferenzfilter-Monochromatoranlage zu bauen.

Die Gründe, weshalb wir für unsere photobiologischen Arbeiten eine Interferenzfilteranlage dem Hochleistungsspektrographen (vgl. etwa Monk und Ehret

1956) vorziehen, haben wir bereits in der vorangegangenen Arbeit (Mohr und Schoser 1959) angegeben. Die vorliegende Arbeit muß als eine Ergänzung zu der ausführlicheren Arbeit von Mohr und Schoser (1959) angesehen werden.

2. Die Xenon-Hochdrucklampe

Bei den für uns in Frage kommenden, von der Firma Osram hergestellten Xenon-Bögen (erste Beschreibungen des Xenon-Hochdruck-Bogens bei Schulz 1947, a, b) handelt es sich um elektrische Entladungen in dem Edelgas Xenon, das unter hohem Druck (mehrere Atmosphären) in einem Quarzkolben eingeschlossen ist. Wir verwenden die luftgekühlten, in ihrem elektrischen Verhalten den Kohlenbögen ähnlichen Kurzbogenlampen von Osram (Typenbezeichnung XBO, vgl. Abb. 1), bei denen zwischen den beiden im Quarzkolben befindlichen Elektroden ein kurzer Bogen von nur wenigen Millimeter Länge, aber sehr hoher Leuchtdichte erzeugt wird, der paraboloide Gestalt hat. Dieser Kurzbogen ist im wesentlichen unsere Strahlungsquelle (auch die glühenden Elektroden liefern einen bestimmten Beitrag zur Totalemission). Für die optische Anordnung ist es sehr günstig, daß es sich in erster Näherung um eine punktförmige Quelle handelt. Der Bogen liefert im Bereich zwischen 300 und 800 mμ ein weitgehend kontinuierliches Spektrum (Abb. 2), das im sichtbaren Bereich dem Emissionsspektrum eines schwarzen Körpers von etwa 5500° C außerordentlich ähnlich ist („weißes" Licht). Im Blaubereich und im UV dürfte der Xenon-Bogen jeder anderen Strahlungsquelle mit kontinuierlichem Spektrum überlegen sein. Da wir für unser Interferenzfilter-Monochromatorsystem auf ein weitgehend kontinuierliches Spektrum angewiesen sind, ist der Xenon-Bogen für uns außerordentlich günstig. Die starken Linien im nahen Infrarot (0,8—1 μ) kann man durch zusätzliche Filter (KG 1 von Schott z. B., vgl. unten) leicht weitgehend unterdrücken.

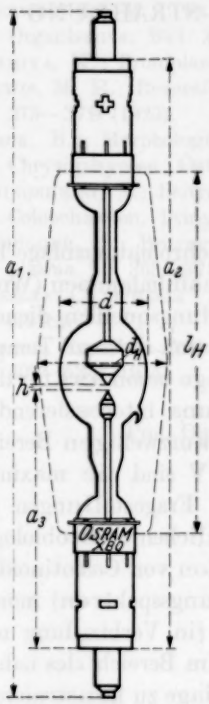

Abb. 1. Die Abmessungen des von uns verwendeten Xenon-Hochdruck-Kurzbogens (Osram, XBO 501). $a_1 = 259$, $a_2 = 210$, $a_3 = 97$, $h = 2{,}4$ (im kalten Zustand), $d = 29$, $d_H = 51$, $l_H = 129$. (Alle Angaben in mm)

Wir fassen die für uns besonders wichtigen Vorzüge des Xenon-Kurzbogens zusammen: Kleine Abmessungen bei sehr hoher Leuchtdichte, relativ starke, kontinuierliche Emission im Bereich des kurzwelligen Sichtbaren und im UV, hohe Stabilität (etwa verglichen mit dem Kohlenbogen), praktisch keine Änderung der relativen spektralen Energieverteilung der Emission bei Änderungen des Brennstroms (die Bogenentladung ist jedoch um so stabiler, je höher der Brennstrom). Die Lampen zeigen sofort nach der Zündung annähernd die endgültigen Betriebswerte; sie können auch im heißen Zustand wieder gezündet werden. Die notwendige Luftkühlung (für die XBO-Lampen ist eine höchstzulässige Lufttemperatur in der Umgebung der Lampe vorgeschrieben) läßt sich durch einen Ventilator relativ leicht erreichen.

Wir verwenden die XBO-501-Lampen, deren Leistungsaufnahme 500 W beträgt. Der maximale Betriebsstrom beträgt 25 A. Die Stromversorgung geschieht über

einen Gleichrichter (Siemens, Typ VX 501), der 2 Brennstromstärken liefert (25 A bzw. 17 A). Wir nützen also gegenwärtig die Möglichkeit, den Betriebsstrom innerhalb gewisser Grenzen kontinuierlich zu regeln, noch nicht aus, sondern brennen den Bogen entweder bei 17 A (etwa untere Stromgrenze für stabiles Brennen) oder bei 25 A (maximaler Betriebsstrom, höchste Stabilität). Beachten muß man hierbei, daß der Lampen-Betriebsstrom möglichst wenig pulsiert. Die den Gleichrichtern zugeführte Wechselspannung wird mit Hilfe eines Netzreglers konstant gehalten. Die Lebensdauer der Lampe XBO 501 beträgt — nach den Angaben von Osram — etwa 1000 Std, die Abnahme des Lichtstroms, bezogen auf gleichen

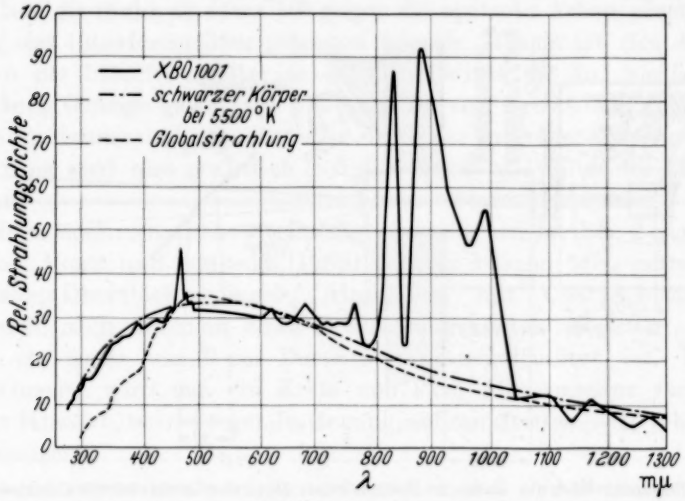

Abb. 2. Die relative spektrale Verteilung der Strahlungsdichte einer Kurzbogen-Xenon-Hochdrucklampe (XBO 1001) im Vergleich mit dem schwarzen Körper und der Globalstrahlung. Es stand uns nur die Kurve für die Lampe XBO 1001 zur Verfügung. Die Lampe XBO 501 würde praktisch dieselbe *relative* Verteilungskurve liefern. (Nach einer Kurve der Firma Osram)

Betriebsstrom, soll — ebenfalls nach den Angaben der Firma Osram — am Ende der Lebensdauer etwa 25% betragen. Der hohe Gasdruck bedingt bei der XBO 501-Lampe eine Durchschlagspannung von 16—22 kV.

Weitere Einzelheiten der Strahlungsquelle brauchen hier nicht mitgeteilt zu werden. Es sei auf die einschlägigen Druckschriften der Osram-GmbH und auf ausführliche Darstellungen (z. B. Anderson 1951, 1954, Ittig u. Mitarb. 1953, Ramert 1956) hingewiesen.

3. Die optische Anordnung

Da eine gewisse Gefahr besteht, daß der stark beanspruchte Quarzkolben der XBO-Lampen platzt, muß die Lampe in ein entsprechend sicheres Gehäuse eingebaut werden. Damit ist gleichzeitig auch ein Schutz gegen die starke UV-Strahlung erzielt. Ein stabiles Gehäuse aus Stahlblech mit eingebautem Ventilator hat die Firma Leitz, Wetzlar, für uns entwickelt. Auch die optische Anordnung ist von dieser Firma nach unserem Entwurf gebaut worden. Es wurden 2 identische Apparate hergestellt.

Der Bogen ist beweglich aufgehängt. Mit Hilfe mehrerer Justierschrauben kann seine Lage genau festgelegt werden. Hinter dem Bogen ist ein Hohlspiegel angebracht, der am Ort des Bogens ein umgekehrtes Bild des Bogens entwirft. Weil der Xenon-Bogen seine Emissionsstrahlung nur zu einem geringen Teil absorbiert, wird dadurch die Leuchtdichte des Bogens erheblich erhöht.

Die wesentlichen Teile der aus Quarz hergestellten Optik sind in Abb. 3 dargestellt. Mit Hilfe eines dreilinsigen, justierbaren Kondensors

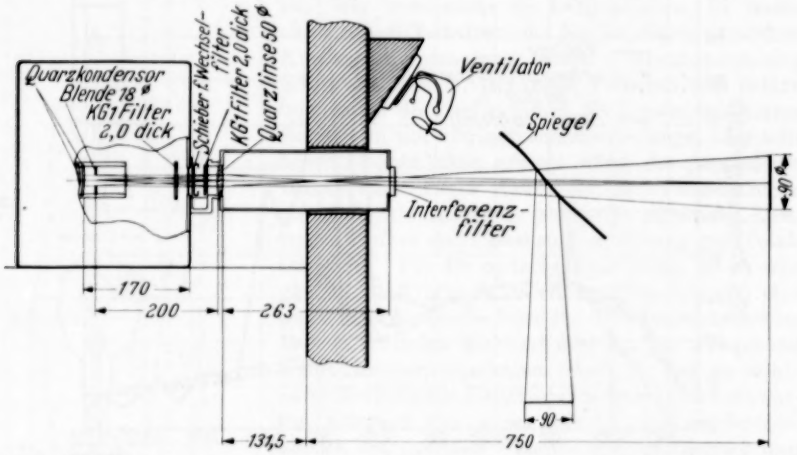

Abb. 3. Übersicht über das optische System einer Monochromatoreinheit (Längsschnitt). Alle Angaben erfolgen in mm. Es wird die vom Kondensor homogen ausgeleuchtete, runde Blende von 18 mm Durchmesser als Kreis von 90 mm Durchmesser abgebildet (vgl. Text)

wird die runde Blende (Durchmesser 18 mm) praktisch homogen ausgeleuchtet. Diese Blende wird von der Objektivlinse als ein Kreis von 9 cm Durchmesser abgebildet. Die entsprechenden Weiten gehen aus der Abb. 3 hervor.

Zwischen dem Kondensor und der am Eingang des innen matt schwarzen Objektiv-Rohrs angebrachten Objektivlinse befinden sich weiterhin 1. ein gehärtetes KG 1-Filter (2 mm dick, Schott und Gen.), 2 ein Halter mit einem Diawechsler zum Einsetzen von Neutralfiltern (vgl. unten) und 3. ein Halter für ein zweites KG 1-Filter (rund, 50 mm Durchmesser, ebenfalls 2 mm dick), das im Bedarfsfall eingesetzt werden kann.

Das Objektiv-Rohr ist an dem Gehäuse befestigt. Es ist bildseitig mit einem Deckel versehen, der zentral eine Öffnung besitzt. Auf diesen Deckel ist ein Interferenzfilterhalter montiert, in den die Filter senkrecht zur optischen Achse eingesetzt werden. Die runden Interferenzfilter (von Schott und Gen., Mainz) haben einen Durchmesser von 50 mm. Wir verwenden optisch meist einen 45 mm-Durchmesser (bei den

UV-Filtern nur 40 mm). Auf Grund des gewählten Strahlengangs gehen die allermeisten Strahlen, die die Objektivlinse durchqueren, durch diese 45 bzw. 40 mm-Öffnung der Interferenzfilter. Deckel und Interferenzfilterhalter sind so beschaffen, daß kein Streulicht das Objektivrohr verlassen kann. Alles Licht, das aus dem Objektivrohr gelangt, muß das Interferenzfilter durchdringen, und zwar unter einem so geringen Winkel zur optischen Achse, daß das Licht als „sehr gut parallel" bezeichnet werden kann. Eine Betrachtung der Geometrie zeigt schon, daß keine Strahlen, die mehr als etwa 10^0 gegen die optische Achse geneigt sind, durch das Interferenzfilter gelangen können. Damit ist den Anforderungen der Interferenzfilter an die Parallelität der auf sie fallenden Strahlung Genüge getan (vgl. die Angaben von Schott und Gen. 1957). Die monochromatische Qualität der durch die Interferenzfilter gehenden Strahlung wird also praktisch lediglich durch die Güte der Filter bestimmt.

Die monochromatische Strahlung wird nun, wie in Abb. 3 angedeutet und bei Mohr und Schoser (1959) genauer beschrieben, mittels eines Präzisions-Oberflächenspiegels (Aluminium mit Quarzschutzschicht) senkrecht nach unten in einen Bestrahlungskasten reflektiert, in dem dann ein Kreis von 9 cm Durchmesser ausgeleuchtet ist. Für die Experimente wird nur ein Kreis von 8 cm Durchmesser verwendet. Dieser Kreis ist, bei richtiger Justierung, auf mindestens $\pm$ 10% homogen ausgeleuchtet.

An technischen Details sei nur noch erwähnt, daß oberhalb des Interferenzfilterhalters ein Ventilator (Philips) angebracht ist, der das Interferenzfilter so wirksam kühlt, daß eine erhebliche Erwärmung des Filters über die Temperatur der Umgebung vermieden wird. Besonders bei den UV-Filtern muß sehr sorgfältig gekühlt werden.

Zur Gesamtanordnung ist zu sagen, daß die 2 Objektivrohre durch die Wand einer Klimakammer geführt sind (vgl. Abb. 3). Es gelangt also nur monochromatische Strahlung in die Klimakammer, in der sich die zwei gegeneinander sorgfältig abgeschirmten Bestrahlungskästen befinden. Die Wärme- und Ozonentwicklung der Xenon-Bögen wird also von der Klimakammer ferngehalten. Ein starker Abzug in dem Vorraum, in dem sich die Xenon-Bögen befinden, beseitigt Wärme und Gase.

4. Interferenzfilter

Die von uns verwendeten Interferenzfilter stammen vom Glaswerk Schott und Gen., Mainz. Eine Beschreibung der von uns bisher benützten einfachen Interferenzfilter erfolgte bei Mohr und Schoser (1959). Neuerdings nun bietet das Glaswerk Schott neue Typen von Interferenzlinienfiltern an. Diese ähneln in ihrem Schichtenaufbau den Bandfiltern (Vielschichtfilter, multilayer interference filter) und sind durch große Flankensteilheit und sehr geringen spektralen Filteruntergrund ausgezeichnet. Wir verfügen zur Zeit, zusätzlich zu den einfachen Linienfiltern, über einen Satz von 30 neuen Doppellinienfiltern (Abb. 4). Diese Filter

lösen uns mit einer Filterhalbwertsbreite von 7—12 mμ den Bereich zwischen 355 und 750 mμ in weitestgehend monochromatische Linien auf. Die λ_{max}-Werte der einzelnen Filter liegen etwa 15 mμ auseinander. Die Filter sind mit zusätzlichen Farbgläsern versehen, die den Untergrund und die Nebenmaxima praktisch vollständig ausschalten. Nach den für uns durchgeführten Messungen der Firma Schott und Gen. liegt die Durchlässigkeit der Doppellinienfilter im Spektralgebiet außerhalb eines Bereichs von etwa 30 mμ nach beiden Seiten von λ_{max} im allgemeinen unter 1/1000%. Damit ist eine befriedigende Monochromasie erreicht.

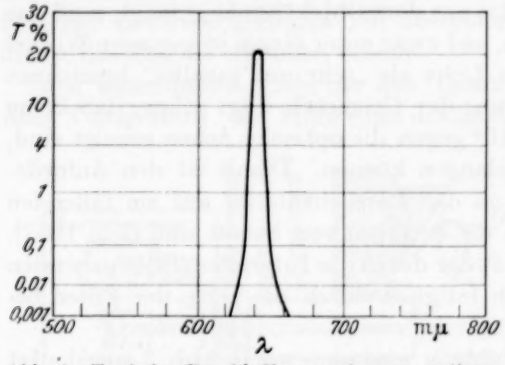

Abb. 4. Typische Durchlaßkurve eines neuartigen, mit geeigneten Farbgläsern versehenen Interferenz-Doppellinienfilters der Firma Schott und Gen., Mainz, für senkrecht auffallende, parallele Strahlung. Der Ordinatenmaßstab (Durchlässigkeit T in %) ist doppellogarithmisch gedehnt. (Nach einer Kurve der Firma Schott und Gen.)

5. Die Leistungsfähigkeit der Anlage

Die Messung der erzielbaren Strahlungsintensitäten wurde mit dem bei Mohr und Schoser (1959) beschriebenen Thermosäulen-Multiflexgalvanometer-System durchgeführt. Es standen 2 praktisch identische Thermosäulen (Kipp, E 1) zur Verfügung, die eine mit einem Glasfenster, die andere mit einem Fenster aus dem Schottschen WG 5-Glas versehen. Das von uns zur Abdeckung der Versuchsgefäße verwendete 3 mm dicke Standardglas läßt sich auch im langwelligen UV bis 350 mμ ohne beträchtliche Verluste verwenden (Abb. 5). Der im Bereich unterhalb 400 mμ feststellbare Verlust an Intensität gegenüber WG 5 beträgt nicht mehr als 10%. Wenn es auf diese 10% ankommt, verwenden wir statt der Glasplatten WG 5-Platten. Im allgemeinen jedoch kommen wir mit den Glasplatten aus. Besonders günstig ist, daß das Glas alle mögliche Streustrahlung unterhalb 315 mμ quantitativ absorbiert.

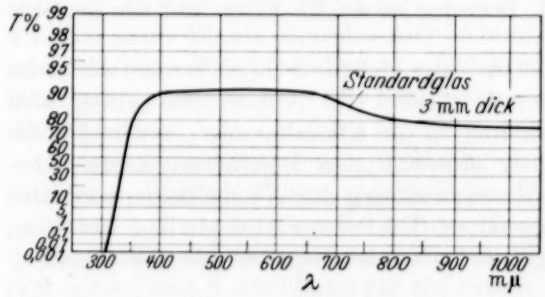

Abb. 5. Die spektrale Durchlässigkeitskurve des von uns zum Abdecken der Reaktionsgefäße verwendeten Standard-Glases (3 mm dick). Die Reflexionsverluste sind eingeschlossen

Wenn wir — wie es im allgemeinen der Fall ist — die Xenonbogen-Anlage nur im kurzwelligen Bereich des sichtbaren Spektrums und im

UV verwenden, haben wir zwischen Kondensor und Objektivlinse 4 mm KG 1 eingeschaltet, die die starke Emission des Bogens im nahen Infrarot weitgehend abfangen (Abb. 6). Die von uns verwendeten KG 1-Filter sind zwar gehärtet, man muß jedoch beachten, daß sich ihre UV-Transmission unter dem Einfluß intensiver Bestrahlung mit kurzwelligem UV im Laufe der Zeit etwas vermindern kann.

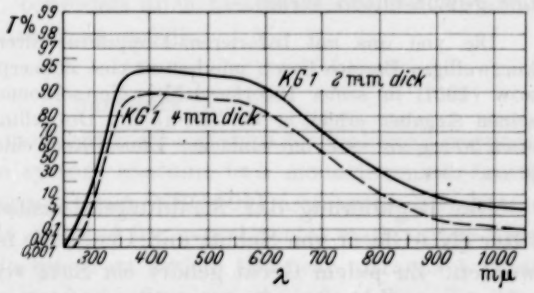

Abb. 6. Die spektrale Reintransmissionskurve des von uns verwendeten Schottschen Infrarotabsorptionsfilters KG 1, 2 bzw. 4 mm stark. (Nach Schott und Gen. 1959)

Für unsere physiologischen Experimente steht uns also in den Bestrahlungskästen ein Kreis von 8 cm Durchmesser zur Verfügung, der weitgehend homogen ausgeleuchtet ist. Die Abweichungen vom Mittelwert der Intensität betragen bei richtiger Justierung nicht mehr als $\pm 10\%$. Da wir in der Prado-Anlage (Mohr und Schoser 1959) meist nur den praktisch homogen ausgeleuchteten Kreis von 5 cm Durchmesser verwenden, haben wir damit die Nutzfläche auf das $2^1/_2$fache gesteigert.

Die Prado-Anlage (Glasoptik, Glühlampen) liefert unterhalb 410 mμ keine beträchtlichen Intensitäten mehr. Die nebenstehende Tabelle gibt einen Vergleich der maximalen Intensitäten, die mit den uns zur Verfügung stehenden Filtern in den beiden Anlagen erzielt werden können. Man sieht, daß die Xenonbogen-Anlage im kurzwelligen Spektralbereich der Prado-Anlage weit überlegen ist, während im längerwelligen Bereich des sichtbaren Spektrums die Prado-Anlage höhere Intensitäten liefert. Dies sind die auf Grund der spektralen

Tabelle. *Ein Vergleich maximal erzielbarer Intensitäten in der Xenonbogen-Anlage (4 mm KG1 im Strahlengang) und in der Prado-Anlage (5,5 mm KG1 im Strahlengang)*

Filter[1]	Anlage[2]	Intensität (erg/cm² × sec)[3]
IL 613 mμ	P 750 W, 110 V	14000
IL 613 mμ	X 25 A	6300
IL 412 mμ	P 750 W, 110 V	1500
IL 412 mμ	X 25 A	4700
IL 454 mμ	X 25 A	9000
IL 371 mμ	X 25 A	3100
IL 355 mμ	X 25 A	1900
DIL 355 mμ	X 25 A	630
DIL 370 mμ	X 25 A	1000
DIL 408 mμ	X 25 A	1100
DIL 451 mμ	X 25 A	1700
DIL 451 mμ	P 750 W, 110 V	600
DIL 612 mμ	X 25 A	900
DIL 612 mμ	P 750 W, 110 V	1800

[1] IL = Einfache Interferenzlinienfilter, DIL = Doppel-Interferenzlinienfilter; [2] X = Xenonbogen-Anlage, P = Prado-Anlage; [3] Die gemessenen Werte sind meist auf volle Hunderter auf- bzw. abgerundet.

Energieverteilung der verwendeten Strahlungsquellen erwarteten Verhältnisse. Die Xenonbogen-Anlage ergänzt also die Prado-Anlage in der gewünschten Weise.

Die von uns mit Interferenz-Doppellinienfiltern erzielten Intensitäten im kurzwelligen Bereich liegen mindestens eine Zehnerpotenz über denen, die Withrow (1957) in seiner Interferenzfilter-Monochromatoranlage erzielt hat. Nach seinen Angaben erhielt er bei 365 mμ mit Doppellinienfiltern eine Intensität von etwa 50 erg/cm^2 · sec, mit einfachen Linienfiltern eine Intensität von etwa 200 erg je cm^2 · sec.

Die Regulierung der Strahlungsintensität erfolgt durch Neutralfilter (NG-Gläser von Schott und Gen.), die in den Diahalter eingesetzt werden. Zu jedem Gerät gehört ein Satz von Neutralfiltern mit verschiedenen Durchlässigkeiten, die so miteinander kombiniert werden können, daß die Einstellung der gewünschten Intensität gegenwärtig mit einer maximalen Abweichung von 8% vom Sollwert möglich ist.

6. Diskussion

Die Totalemission der Xenon-Bögen wurde neuerdings gelegentlich in der Pflanzenphysiologie verwendet, so von Kandler und Schötz (1956) bei Untersuchungen zur photooxydativen Pigmentzerstörung in vivo und von Rüsch und Müller (1958) bei Assimilationsexperimenten in ihrem sog. „Heliotron". In diesen Fällen gelangten wassergekühlte Xenon-Hochdruck-Langbogenlampen (Osram, Typenbezeichnung XBF) von hoher Leistungsaufnahme zur Verwendung. Die Langbogenlampen, die sich schalttechnisch ähnlich verhalten wie die Leuchtstoffröhren, eignen sich nicht für die Verwendung in Projektionssystemen.

Den Xenon-Hochdruck-Kurzbögen vom XBO-Typ begegnet man neuerdings als Strahlungsquellen in leistungsstarken UV-Gittermonochromatoren (vgl. z. B. die Konstruktion bei Olson und Amesz 1960). Eine Interferenzfilter-Monochromatoranlage auf der Basis von lichtstarken Xenon-Kurzbögen ist bisher nicht beschrieben worden. Wir glauben, daß die in dieser Arbeit mitgeteilten Daten den Bau einer solchen Anlage rechtfertigen. Die Anlage erschließt uns mit relativ hoher Intensität und hoher Auflösungskraft das Blau-Violett und das nahe UV, einen Spektralbereich also, der photobiologisch von großer Bedeutung ist. Bisher konnte in diesem Bereich, wenn man von dem Spektrographen von Monk und Ehret (1956) absieht, nicht mit relativ hohen Intensitäten und mit relativ großen ausgeleuchteten Flächen gearbeitet werden.

Der Bereich unterhalb 350 mμ interessiert nicht so sehr, da mit fallender Wellenlänge die Interpretation von Wirkungsspektren wegen der großen Zahl der in vivo absorbierenden Verbindungen immer mehr erschwert wird. Auch sind für Wellenlängen unter 350 mμ bisher noch keine Doppellinienfilter verfügbar.

Im Verlauf der photobiologischen Untersuchungen, die wir gegenwärtig in der Xenonbogen-Anlage durchführen, wird sich zeigen, ob die Anlage die Erwartungen, besonders auch hinsichtlich relativ einfacher Bedienung und Betriebssicherheit, erfüllt.

Summary

An interference filter monochromator system for biological purposes has been described. The system contains two monochromator units. It operates with xenon arcs (Osram XBO 501) as sources of radiation and is therefore especially adapted for experimental work in the blue-violet range of the visible spectrum and in the near ultraviolet (until about 350 mμ). All lenses are made of quartz. A circle of 8 cm diameter is homogenously irradiated. The irradiances which can be presently obtained within this circle with our single or double interference filters are rather high (1900 and 630 ergs/cm^2 · sec respectively at 355 mμ, 9000 and 1700 ergs/cm^2 · sec respectively around 450 mμ). Together with the monochromator system which we described recently (Mohr und Schoser 1959) and which operates with incandescent projection lamps this xenon arc system enables biological investigations with highly purified monochromatic radiation in the spectral range from 350 to 800 mμ.

Herrn Prof. Dr. Bünning möchten wir auch an dieser Stelle für die beständige Unterstützung unserer Arbeit danken. Auch der Firma Leitz, Wetzlar, sind wir zu großem Dank verpflichtet.

Literatur

Anderson, W. T.: Xenon compact arc lamps. J. opt. Soc. Amer. **41**, 385—388 (1951).

Anderson, W. T.: High brightness xenon compact arc lamp. J. S. M. p. T. E. **62**, 96—97 (1954).

Ittig, K., K. Larché u. F. Michalk: Die neuen Xenon-Hochdrucklampen. Techn.-wiss. Abh. Osram-Ges. **6** (1953).

Jenaer Glaswerk Schott und Gen.: Schott-Interferenzfilter. Mainz 1957.

Jenaer Glaswerk Schott und Gen.: Farb- und Filterglas für Wissenschaft und Technik. Mainz 1959.

Kandler, O., u. F. Schötz: Untersuchungen über die photooxydative Farbstoffzerstörung und Stoffwechselhemmung bei *Chlorella*-Mutanten und panaschierten Oenotheren. Z. Naturforsch. **11** b, 708—718 (1956).

Mohr, H., u. G. Schoser: Eine Interferenzfilter-Monochromatoranlage für photobiologische Zwecke. Planta (Berl.) **53**, 1—17 (1959).

Monk, G. S., and C. F. Ehret: Design and performance of a biological spectrograph. Radiat. Res. **5**, 88—106 (1956).

Olson, J. M., and J. Amesz: Action spectra for fluorescence excitation of pyridine nucleotide in photosynthetic bacteria and algae. Biochim. biophys. Acta **37**, 14—24 (1960).

Ramert, H.: Die Stromversorgung und Steuerung der Xenon-Hochdrucklampen. Elektrotechn. Z. B 8, 16—21 (1956).

Rüsch, J., u. J. Müller: Die Verwendung der Xenon-Hochdrucklampe zu Assimilationsversuchen. Ber. dtsch. bot. Ges. **70**, 489—500 (1958).

Schulz, P.: Elektrische Entladungen in Edelgasen bei hohen Drucken. Ann. Phys. (6) **1**, 95—118 (1947a).

Schulz, P.: Eine Strahlungsquelle für kontinuierliche Strahlung hoher Strahldichte. Z. Naturforsch. **2a**, 583—584 (1947b).

Withrow, R. B.: An interference-filter monochromator system for the irradiation of biological material. Plant Physiol. **32**, 355—360 (1957).

Prof. Dr. H. Mohr,
Freiburg i. Br., Botanisches Institut der Universität, Schänzlestr. 9—11

Planta 55, 153—168 (1960)

Aus der Biologischen Forschungsabteilung der Österreichische Stickstoffwerke Aktiengesellschaft, Linz/Donau (Leiter: Hochschulprofessor Dr. Hans Linser)

DIE FORMATIVE WIRKSAMKEIT DER 2.3.5-TRIJODBENZOESÄURE (TIBA) IN GEGENWART VON GIBBERELLINSÄURE (GA)*

Von

Oswald Kiermayer

Mit 5 Textabbildungen

(Eingegangen am 1. April 1960)

Einleitung

In einer früheren Arbeit des Verfassers (1959) wurde gezeigt, daß die formative Wirksamkeit von 2.3.5-Trijodbenzoesäure (TIBA) durch gleichzeitiges Zuführen von α-Naphthylessigsäure, entsprechend dem Mischungsverhältnis abgeschwächt bzw. vollkommen aufgehoben werden kann. So war es möglich bei *Lycopersicon esculentum* (Sorte „Bonner Beste") die von Gorter (1951) beschriebene TIBA-bedingte Ringfasciation der Vegetationsspitzen durch gleichzeitige Zuführung einer genügenden Menge von α-Naphthylessigsäure (NAA) zu verhindern. Durch die Applikation von NAA wurden neben der Ringfasciation auch weitere TIBA-bedingte Wachstumsänderungen (vgl. Zimmerman u. Hitchcock 1942, 1949) aufgehoben, insbesondere die Förderung der Blütenbildung, die Induktion von Seitentrieben sowie gewisse formative Veränderungen der Blätter (Blattflächenreduktion).

Die genannten Versuche stehen in guter Übereinstimmung mit Untersuchungen von Wenck (1952) an *Codiaeum variegatum f. interruptum*, in welchen ebenfalls eine Aufhebung der durch TIBA hervorgerufenen Blattaberrationen bei gleichzeitiger Anwesenheit von Wuchsstoff gefunden wurde.

Als mögliche Ursache für den Wirksamkeitsverlust der TIBA bei gleichzeitiger Gegenwart von NAA wurde neben einer direkten Wechselwirkung von TIBA und NAA an eine Aufhebung der TIBA-bedingten Blockierung des Transportes an endogenem Wuchsstoff (z. B. Kuse, 1953), oder auch an eine durch NAA bewirkte Herabsetzung der Wachstumsgeschwindigkeit gedacht (Kiermayer 1959). Eine Verminderung der Wachstumsgeschwindigkeit wie sie durch NAA bewirkt wird, könnte dazu führen, daß die in die Pflanze gleichzeitig eingedrungene Menge an TIBA bis zum Erreichen des sensiblen Stadiums schon so stark

* Herrn Prof. Dr. Hermann v. Guttenberg zum 80. Geburtstag in Verehrung gewidmet.

verringert (inaktiviert) ist, so daß die verbliebene Menge zur Induktion formativer Veränderungen nicht mehr ausreicht.

Zur Untersuchung der Frage ob auch eine Erhöhung der Wachstumsgeschwindigkeit einen Einfluß auf die morphoregulatorische Wirksamkeit der TIBA ausübt, schien eine gleichzeitige Verabreichung von Gibberellinsäure, die bekanntlich zu einer starken Wachstumsanregung führt (vgl. z. B. STOWE und YAMAKI 1957) und TIBA interessant. Bei derartigen Versuchen mit Mischungen von TIBA und GA konnte APPLEGATE (1957) an *Zinnia elegans* feststellen, daß die von höheren TIBA-Konzentrationen bewirkte Wachstumshemmung durch gleichzeitiges Zuführen von GA aufgehoben werden kann. Auch KATO (1958) führt aus, daß bei *Cucumis sativus* die durch höhere Konzentrationen von NAA hervorgerufene Wachstumshemmung bei Anwesenheit von GA aufgehoben wird. Bei Versuchen mit *Ipomoea Batatas* konnte KUSE (1958) feststellen, daß TIBA die wachstumsfördernde Wirkung der GA hemmend beeinflußt.

Im folgenden soll auf Versuche über die morphoregulatorische Wirksamkeit von TIBA und GA sowie von Mischungen TIBA/GA bei Tomatenpflanzen näher eingegangen werden.

Material und Methodik

Als Versuchsobjekt wurden junge Keimpflanzen von *Lycopersicon esculentum* MILL., *convar. infiniens* LEHM., *provar. flammatum* LEHM. „Bonner Beste" verwendet. Die Samen wurden am 24. 10. 59 in kleine Kistchen in Komposterde gesät. Neun Tage später wurden die Pflanzen, die zu diesem Zeitpunkt bereits beide Cotyledonen entfaltet hatten, reihenweise in Kunststoffkistchen in Mistbeeterde pikiert.

Tabelle 1. *p_H-Werte der verwendeten wäßrigen Lösungen von GA und TIBA sowie der Mischung GA/TIBA*

TIBA (log. C %)	0	GA (log. C %)			NAA (log. C %)		
		−1	−2	−3	−1	−2	−3
0	—	7,4	7,8	7,6	7,1	6,9	7,5
−1	10,6*	7,4	7,7	7,7	7,8	7,7	7,9
−2	7,2	6,8	7,1	7,4	7,4	7,2	7,3
−3	6,9	7,0	6,9	6,9	7,1	7,0	7,5

* Wegen Unlöslichkeit der TIBA in höherer Konzentration im sauren oder neutralen Bereich wurde diese Lösung mit NH_3 alkalisch gemacht.

Als Wirkstoffe kamen wäßrige Lösungen von 2.3.5-Trijodbenzoesäure (TIBA)[1] und Gibberellinsäure (GA)[2] in Konzentrationen von 10^{-1}, 10^{-2} und 10^{-3}% zur Verwendung. Mischungen von TIBA und GA wurden durch Zusammenschütten von 2×10^{-1}, 2×10^{-2} sowie 2×10^{-3}%igen Stammlösungen im Verhältnis 1:1 in entsprechenden Kombinationen hergestellt. In Tabelle 1 sind die jeweiligen p_H-Werte der verwendeten Lösungen wiedergegeben. Die p_H-Messungen erfolgten mit einem Metrohm-p_H-Meter.

Die Behandlung der Tomatenpflanzen erfolgte am 3. 11. 59, also 11 Tage nach dem Säen der Samen. Mit Hilfe einer Mikrometer-Meßpipette wurden die Versuchs-

[1] Synthetisiert in den Österreichischen Stickstoffwerken.

[2] „GIBREL", Kaliumsalz der Gibberellinsäure, der Firma Merck Sharp & Dohme.

lösungen in Form kleiner Tröpfchen gleichmäßig verteilt auf die Cotyledonen der Pflanzen appliziert und zwar auf jedes Keimblatt genau 10 mm³. Jede Pflanze erhielt somit 20 mm³, was bei einer Konzentration von 10^{-1}% 20 γ, bei 10^{-2}% 2 γ und bei 10^{-3}% 0,2 γ Wirkstoff pro Pflanze entsprach. Bei einer Mischung von z. B. TIBA 10^{-1}%/GA 10^{-1}% erhielt jede Pflanze 20 γ TIBA + 20 γ GA.

Pro Konzentration (bzw. Mischungskombination) kamen jeweils fünf Pflanzen zur Verwendung. Als Kontrollen dienten fünf Pflanzen, welche mit Aqua dest. behandelt wurden. Nach der Wirkstoffapplikation wurden die Pflanzen im Glashaus bei einer durchschnittlichen Temperatur von 20° C und herbstlichen Kurztagsbedingungen aufgestellt.

Die Auswertung der Versuche erfolgte am 2. 12. 59, also etwa einen Monat nach der Wirkstoffbehandlung der Pflanzen. Dabei wurde bestimmt:

1. Gesamtlänge der Pflanzen (vom Wurzelansatz bis zur Sproßspitze),
2. Länge der Hypocotyle,
3. Länge der Epicotyle,
4. Blatthabitus (Flächenreduktion, Fiederverwachsung),
5. Länge der Cotyledonar-Seitentriebe,
6. Blattanzahl (ohne Cotyledonen) bis zur Blüte bzw. Ringfasciation oder vegetativem Apex. (Diese Bestimmungen wurden unter dem Stereo-Mikroskop durchgeführt.)
7. Trockengewicht der Wurzeln pro Pflanze einer jeden Versuchsgruppe.

Die Zeichnungen der Blattumrisse wurden an Hand von Kontaktkopien hergestellt. Zur Anfertigung der letzteren wurde von jeweils einer für die Versuchsgruppe typischen Pflanze die Blätter entsprechend ihrer Reihenfolge auf der Pflanze abgenommen, auf Glasplatten gelegt und mittels eines photographischen Papiers durch Beleuchtung von obenher Kontaktkopien hergestellt.

Den hier geschilderten Versuchen gingen mehrere orientierende Untersuchungen voraus, die mit den nachfolgend beschriebenen Versuchen übereinstimmende Ergebnisse zeigten.

Die in den Tabellen wiedergegebenen Werte wurden varianzanalytisch ausgewertet[1] und nur hochgesicherte Ergebnisse in die Diskussion miteinbezogen.

Experimenteller Teil

a) Die Wirksamkeit von Gibberellinsäure (GA). Tomatenpflanzen, welche mit 10^{-1}%iger GA behandelt wurden, zeigten einen Monat nach der Wirkstoffapplikation eine starke Förderung der Gesamtlänge. Sie betrug 96,2 mm (Mittelwert aus fünf Messungen), während die Kontrollpflanzen nur eine Länge von 58,0 mm erreichten. Wie aus Tabelle 2 ersichtlich ist, betrug die Länge der Hypocotyle 39,0 mm (gegenüber 17,0 mm der Kontrolle), die Länge der Epicotyle 31,4 mm (gegenüber 15,2 mm der Kontrolle).

[1] Für die statistische Auswertung der Versuche danke ich Frau Dr. Klingst und Herrn Voak bestens.

Tabelle 2. *Die Wirkung verschiedener Konzentrationen von TIBA und GA auf einige physiologische Größen bei Lycopersicon esculentum („Bonner Beste")*

RF Ringfasciation, + schwache, ++ mäßige, +++ starke Wirkung, VK Vegetationskegel. (Die Zahlen stellen Durchschnittswerte aus jeweils 5 Abmessungen dar)

Substanz	Log C	Gesamtlänge	Länge der Hypocotyle	Länge der Epicotyle	Blatthabitus		Länge der Cotyledonar-Seitentriebe	Blattanzahl ohne Cotyledonen bis Blüte (bzw. RF oder VK)	Ringfasciation	Trockengewicht der Wurzeln pro Pflanze	Bemerkungen
					Flächenreduktion	Fiederverwachsung					
	%	mm	mm	mm			mm			mg	
K	—	58,0	17,0	15,2	—	—	—	9,4	—	4,00	
TIBA	−1	52,2	36,4	13,0	+++	—	—	4,0	RF	1,20	
TIBA	−2	55,5	28,6	13,4	+++	++	3,2	5,6	RF	1,80	
TIBA	−3	60,2	20,4	19,2	++	++	—	8,6	(RF)	2,16	stark fasciierte Blüten
GA	−1	96,2	39,0	31,4	+	—	—	10,4	—	4,60	3 Pflanzen vegetativ, Blätter spitz
GA	−2	70,6	28,5	19,6	+	—	—	10,0	—	4,82	Blätter spitz
GA	−3	52,8	21,3	15,0	—	—	—	9,8	—	4,03	

Die Ausbildung der Blüten erfolgte bei den Kontrollpflanzen nach dem 9,4. Blatt des Haupttriebes (Mittelwert aus fünf Messungen). Die GA-behandelten Pflanzen zeigten allgemein eine Verzögerung der Blüten-

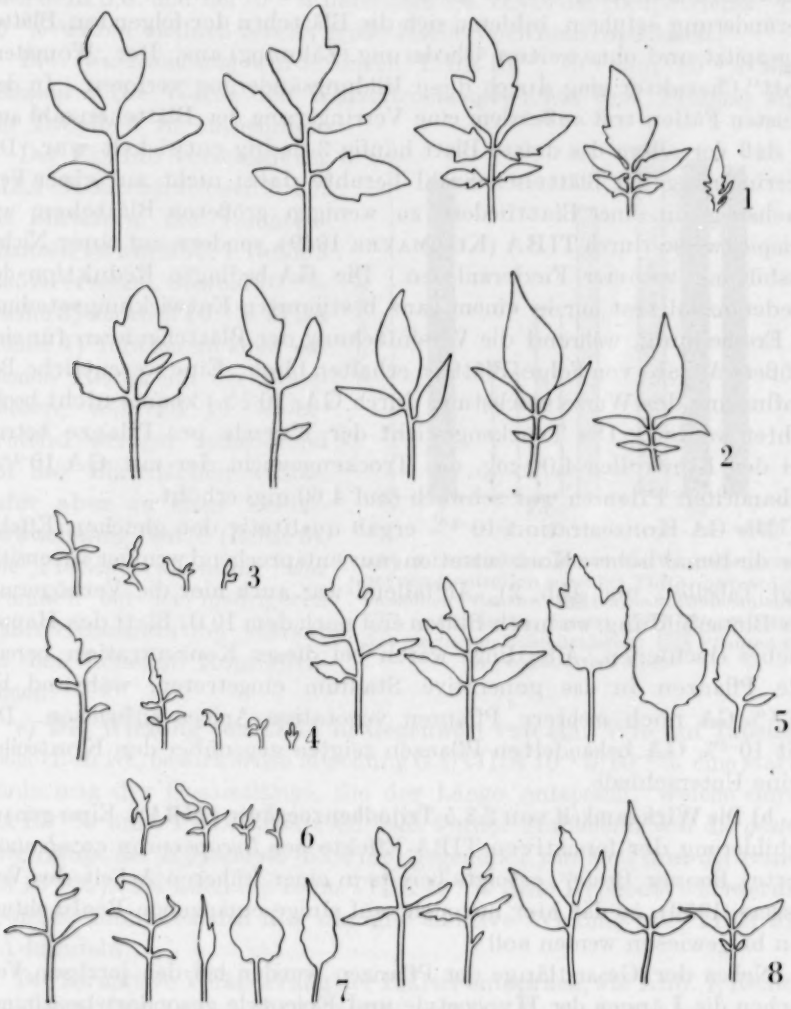

Abb. 1. Blattumrisse von Tomatenpflanzen (Sorte „Bonner Beste") von links nach rechts geordnet nach abnehmendem Alter. Reihen 1: Kontrolle, 2: GA 10^{-1} %, 3: TIBA 10^{-1} %, 4: TIBA 10^{-2} %, 5: TIBA 10^{-3} %, 6: GA 10^{-1} %/TIBA 10^{-1} %, 7: GA 10^{-1} %/TIBA 10^{-2} %, 8: GA 10^{-1} %/TIBA 10^{-3} %

bildung: von fünf Pflanzen bildeten nur zwei nach dem 10,4. Blatt Blüten, während drei Pflanzen vegetative Apices aufwiesen.

Der Habitus der Blätter wurde durch 10^{-1}% GA stark verändert. Wie aus Abb. 1, Reihe 2, auf welcher die Blattumrisse der Blätter des Haupt-

sprosses entsprechend ihrer Blattfolge wiedergegeben sind, ersichtlich ist, bewirkte GA in starker Konzentration eine Vereinfachung der Blättchenform. Während die zwei ersten Blätter, die zum Zeitpunkt der Wirkstoffbehandlung bereits größer entwickelt waren, keine formative Veränderung erfuhren, bildeten sich die Blättchen der folgenden Blätter zugespitzt und ohne weitere Gliederung (Zähnung) aus. Der „Tomatenblatt"-Charakter ging durch diese Bildungsänderung verloren. In den meisten Fällen trat außerdem eine Verringerung der Blättchenzahl auf, so daß vor allem das dritte Blatt häufig 3-fiedrig entwickelt war. Die Verringerung der Blättchenanzahl beruhte dabei nicht auf einer Verwachsung einzelner Blattfiedern zu wenigen größeren Blättchen, wie beispielsweise durch TIBA (KIERMAYER 1959), sondern auf einer Nichtausbildung weiterer Fiederanlagen. Die GA-bedingte Reduktion der Fiederanzahl trat nur in einem ganz bestimmten Entwicklungsstadium in Erscheinung, während die Vereinfachung der Blättchenform für eine größere Anzahl von Folge-Blättern erhalten blieb. Eine wesentliche Beeinflussung des Wurzelwachstums durch GA (10^{-1}%) konnte nicht beobachtet werden. Das Trockengewicht der Wurzeln pro Pflanze betrug bei den Kontrollen 4,00 mg, das Trockengewicht der mit GA 10^{-1}%-behandelten Pflanzen war schwach (auf 4,60 mg) erhöht.

Die GA-Konzentration 10^{-2}% ergab qualitativ den gleichen Effekt, wie die 10mal höhere Konzentration, nur entsprechend weniger intensitiv (vgl. Tabelle 2 und Abb. 2). Auffallend war auch hier die Verzögerung der Blütenbildung, wodurch Blüten erst nach dem 10,0. Blatt des Haupttriebes erschienen. Allerdings waren bei dieser Konzentration bereits alle Pflanzen in das generative Stadium eingetreten, während bei 10^{-1}% GA noch mehrere Pflanzen vegetative Apices aufwiesen. Die mit 10^{-3}% GA behandelten Pflanzen zeigten gegenüber den Kontrollen keine Unterschiede.

b) Die Wirksamkeit von 2.3.5-Trijodbenzoesäure (TIBA). Eine genaue Schilderung der formativen TIBA-Effekte bei *Lycopersicon esculentum*, Sorte „Bonner Beste", erfolgte bereits in einer früheren Arbeit des Verfassers (1959), so daß hier nur mehr auf einige ergänzende Beobachtungen hingewiesen werden soll .

Neben der Gesamtlänge der Pflanzen wurden bei den jetzigen Versuchen die Längen der Hypocotyle und Epicotyle gesondert bestimmt. Dabei ergab sich, daß *TIBA zu einer starken Förderung der Hypocotyle führt, dagegen eine schwache Hemmwirkung auf die Epicotyle und die folgenden Internodien ausübt.* Die Förderung der Hypocotyle war von der TIBA-Konzentration insofern abhängig, als bei der stärksten Konzentration (10^{-1}%) die stärkste, bei 10^{-3}% TIBA die schwächste Förderung eintrat Die genauen diesbezüglichen Werte sind aus Tabelle 2 zu entnehmen.

Wie bei den früher beschriebenen Versuchen trat die Bildung von Ringfasciation der Konzentration entsprechend verfrüht ein, und zwar bei der starken (10^{-1}%) TIBA-Konzentration nach dem 4,0., bei 10^{-2}% nach dem 5,6. und bei 10^{-3}% nach dem 8,6. Blatt des Haupttriebes. Bei 10^{-3}% waren vielfach bereits große fasciierte Blüten entwickelt.

Die *Wurzelbildung* wurde durch TIBA 10^{-1}, 10^{-2} und 10^{-3}% *stark gehemmt*. Die Werte der Wurzeltrockengewichte (pro Pflanze) sind aus Tabelle 2 zu entnehmen.

Der Einfluß verschiedener TIBA-Konzentrationen auf die Blattform der Tomatenpflanzen ist auf Abb. 1, Reihe 3 bis 5 zu ersehen. Sowohl 10^{-1}% (Reihe 3) als auch 10^{-2}% TIBA (Reihe 4) führten zu einer extremen Reduktion der Blattflächen, während 10^{-3}% bedeutend weniger reduzierend auf die Blattflächen wirkte, dafür aber zu einer Fiederverwachsung führte (Reihe 5). Die Fiederverwachsung war demnach bei der niedrigeren TIBA-Konzentration stärker als bei höheren Konzentrationen.

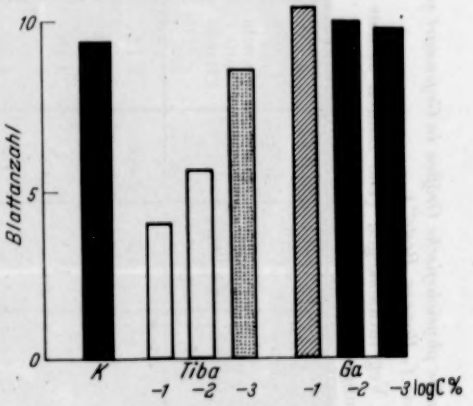

Abb. 2. Anzahl der Blätter bis Vegetationsspitze bei den Kontrollen sowie bei TIBA- bzw. GA-behandelten Pflanzen. ■ normale Blütenanlagen; □ ringfasciierte Apices; ▨ Ringfasciation mit fasciierten Blütenanlagen; ▨ Pflanzen mit vegetativem Apex

c) Die Wirkung von TIBA in Gegenwart von GA. Wie auf Tabelle 3 ersichtlich ist, bewirkte die Mischung GA/TIBA 10^{-1}%/10^{-1}% eine starke Förderung der Gesamtlänge, die der Länge entsprach, welche durch GA 10^{-1}% ohne TIBA-Zusatz erreicht wurde. Auffallend war die *gesteigerte Länge der Hypocotyle* (53,4 mm gegenüber nur 39,0 mm der reinen GA 10^{-1}%). Da auch die reine TIBA 10^{-1}% eine Hypocotyl-Förderung bewirkt, könnte es sich hier um eine additive Wirkung von TIBA und GA handeln.

Die formative Veränderung der Blätter entsprach, wie Abb. 1, Reihe 6 zeigt, der Wirkung von TIBA 10^{-1}% und wurde durch die Anwesenheit von GA nicht beeinflußt. Ebenso wurde die Bildung von Ringfasciation nach dem 4,2. Blatt des Hauptsprosses induziert. Während jedoch bei reiner TIBA 10^{-1}%, aber auch bei allen jenen Mischkombinationen bei welchen geringere GA-Mengen vorlagen bereits deutlich ausgebildete „Ringe" sichtbar waren, verursachte die starke GA-Konzentration (10^{-1}%) eine *Wachstumsverzögerung* der meristematischen Zellen des fasciierten Vegetationskegels. GA (10^{-1}%) übte somit nicht nur eine

Tabelle 3. *Die Wirkung verschiedener Konzentrationen von TIBA auf einige physiologische Größen in Gegenwart von Gibberellinsäure (GA) bei Lycopersicon esculentum („Bonner Beste")*

RF Ringfasciation, + schwache, ++ mäßige, +++ starke Wirkung, VK Vegetationskegel. (Die Zahlen stellen Durchschnittswerte aus jeweils 5 Abmessungen dar)

Substanzgemisch	Log C	Gesamtlänge	Länge der Hypocotyle	Länge der Epicotyle	Blatthabitus		Länge der Cotyledonar-Seitentriebe	Blattanzahl ohne Cotyledonen bis Blüte (bzw. RF oder VK)	Ringfasciation	Trockengewicht der Wurzeln pro Pflanze	Bemerkungen
					Flächenreduktion	Fiederverwachsung					
	%	mm	mm	mm			mm			mg	
GA/TIBA	−1/−1	93,4	53,4	30,0	+++	+	−	4,2	RF	1,12	RF-Anfangsstadium
GA/TIBA	−1/−2	141,0	56,0	47,0	+++	+++	−	9,5	−	2,30	Blätter spitz
GA/TIBA	−1/−3	116,4	46,4	38,8	++	+	−	11,8	−	3,48	Blätter spitz, 4 Pflanzen vegetativ
GA/TIBA	−2/−1	62,4	35,4	18,2	+++	++	−	4,8	RF	1,58	RF-Anfangsstadien + Blättchen, Blätter spitz
GA/TIBA	−2/−2	91,6	40,6	27,4	+++	+++	−	8,6	−	1,80	2 Pflanzen mit fasciierten Blüten, 3 Pflanzen veg. VK, Blätter spitz
GA/TIBA	−2/−3	93,0	41,0	27,6	++	+	−	11,5	−	2,70	Blätter spitz
GA/TIBA	−3/−1	53,0	35,6	15,6	+++	+	1,5	4,4	RF	1,46	
GA/TIBA	−3/−2	70,4	36,4	16,6	+++	+	0,9	4,4	RF	2,08	2 Pflanzen mit RF + Blättchen
GA/TIBA	−3/−3	69,2	24,8	18,4	++	++	0,2	9,6	(RF)	3,12	stark fasciierte Blüten

verzögernde Wirkung auf die Ausbildung von Blüten, sondern auch eine solche auf das Wachstum der ringfasciierten Apices aus. Auf Abb. 3 ist links oben (a) eine solche „gehemmte" Ringfasciation wie sie durch den Einfluß von GA 10^{-1} %/TIBA 10^{-1} % induziert wurde ersichtlich. Auf

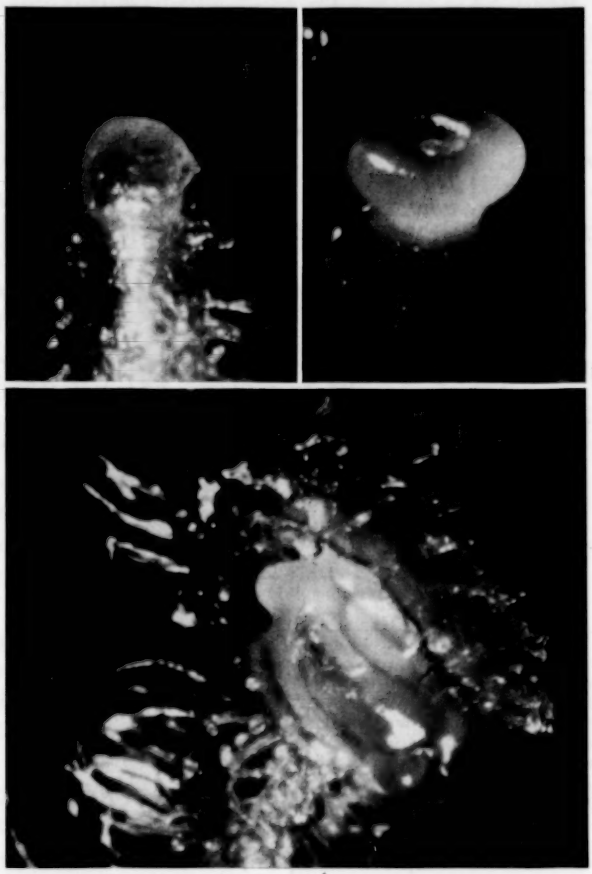

Abb. 3. *Lycopersicon esculentum* ("Bonner Beste"): Apices von Pflanzen, welche mit Mischungen von GA und TIBA behandelt wurden. a GA 10^{-2} %/TIBA 10^{-1} %, gehemmtes Ringwachstum; b GA 10^{-3} %/TIBA 10^{-1} % „normales" Ringwachstum; c GA 10^{-3} %/TIBA 10^{-2} %, die Bildung eines Blättchens unterhalb des ringfasciierten Apex ist deutlich erkennbar

Abb. 3 rechts oben (b) ist ein bereits deutlich entwickelter Ring zu erkennen, hervorgerufen durch eine Mischung GA 10^{-3}%/TIBA 10^{-1}%. Die schwächere GA-Konzentration führte somit zu keiner Wachstumsverzögerung, so daß sich die Ringfasciation entsprechend der TIBA-Konzentration von 10^{-1}% entwickeln konnte.

Die starke TIBA-bedingte Hemmung des Wurzelwachstums wurde durch die gleichzeitige Anwesenheit von GA 10^{-1}% *nicht beeinflußt*.

Das Trockengewicht betrug 1,12 mg/Pflanze gegenüber 4,00 mg der Kontrolle.

Die Mischung GA 10^{-1}%/TIBA 10^{-2}% brachte aufschlußreiche Ergebnisse: Am auffallendsten war die überaus *starke Förderung der Gesamtlänge*. Während reine GA 10^{-1}% eine Gesamtlänge von 96,2 mm ergab und gegenüber der Kontrolle somit schon um 38,2 mm gefördert war, wurde durch die genannte Mischung eine Länge von 141,0 mm erzielt. *Die fördernde Wirkung der GA (10^{-1}%) wurde somit durch die gleichzeitige Anwesenheit von TIBA (10^{-2}%) wesentlich verstärkt.* Da die reine TIBA 10^{-2}% keinen merklichen Einfluß auf die Gesamtlänge der Pflanzen ausübte (vgl. Tabelle 2) scheint TIBA in dieser Konzentration bei unserem Versuchsobjekt einen deutlich *synergistischen Effekt* auszuüben. Auch die schwache TIBA-Konzentration von 10^{-3}% bewirkte in Mischung mit GA 10^{-1}% eine starke zusätzliche Förderung (vgl. Tabelle 3). Die Wirksamkeitssteigerung war allerdings schwächer als bei der Mischung GA 10^{-1}%/TIBA 10^{-2}%. Die synergistische Wirkung der TIBA bei Mischung mit GA scheint (bei Konstanthaltung der GA-Konzentration und Änderung der TIBA-Konzentration) einer Optimumskurve zu folgen (Abb. 4). Während nämlich 10^{-1}% TIBA keinen synergistischen Einfluß ausübte wurde das Optimum an zusätzlicher Wirkung bei 10^{-2}% TIBA erreicht. 10^{-3}% TIBA wirkte dagegen schon wieder schwächer.

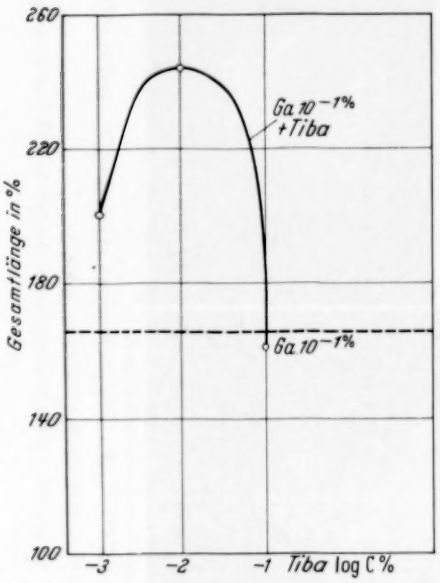

Abb. 4. Konzentrations-Wirkungskurve von 2.3.5-Trijodbenzoesäure (TIBA) in Gegenwart von 10^{-1}% Gibberellin (Ga). *Abszisse:* log C%; *Ordinate:* Gesamtlänge der Tomatenpflanzen (von Wurzelansatz bis Apex) in Prozenten der Kontrolle (= 100). – – – – Wirkung von GA 10^{-1}% ohne Zusatz von TIBA

Auffallend war, daß die *Stengeldicke* bei den, mit Mischlösungen behandelten Pflanzen wesentlich *geringer* war als die bei den Kontrollpflanzen. Derartige „dünne" Hypocotyle und Epicotyle konnten aber auch bei den mit reiner TIBA 10^{-1} und 10^{-2}% behandelten Exemplaren beobachtet werden. *TIBA übt somit in höherer Konzentration, wie oben beschrieben, eine Förderung der Hypocotyllänge bei gleichzeitiger Hemmung der Hypocotyldicke* aus. Dieser hemmende Einfluß der TIBA auf das Dickenwachstum wurde durch die gleichzeitige Anwesenheit von GA nicht verhindert, sondern trat bei den hier stark verlängerten Hypocotylen noch deutlicher zutage.

Wie aus Tabelle 3 ersichtlich ist, wurde durch die gleichzeitige Anwesenheit von 10^{-1}% GA zu 10^{-2}% TIBA *die Ausbildung ringfasciierter Sprosse vollkommen verhindert*. An ihrer Stelle bildeten sich nach dem 9,5. Blatt normale Blüten aus. TIBA 10^{-2}% bewirkte ihrerseits eine Aufhebung der GA-bedingten Blühverzögerung. Die 10mal schwächere TIBA-Konzentration (10^{-3}%) ließ allerdings die GA-bedingte Verzögerung der Blütenbildung wieder voll zutage treten. Bei der Mischung GA 10^{-1}%/TIBA 10^{-3}% wurde ebenfalls *keine Ringfasciation ausgebildet*, sondern an ihrer Stelle erschien nach dem 11,8. Blatt des Hauptsprosses

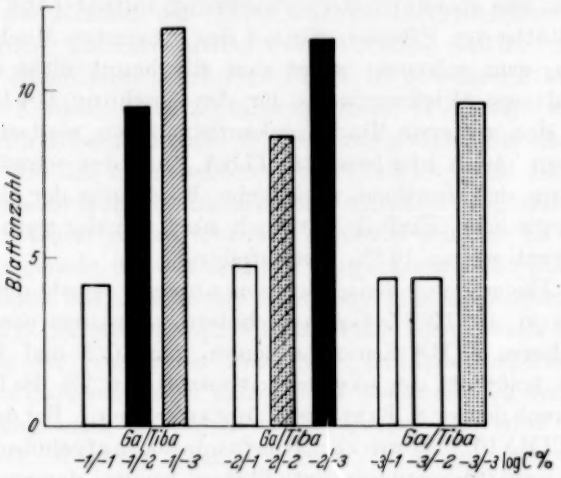

Abb. 5. Wie Abb. 2, nur für Mischungen GA und TIBA

der vegetative Apex. Bei diesem Mischungsverhältnis führte somit GA 10^{-1}% abermals zu einer *Verhinderung der TIBA-bedingten Ringfasciation*. Andererseits war aber der TIBA-Einfluß zu gering um die GA-bedingte Blühverzögerung zu unterdrücken, wie dies durch die 10mal höhere TIBA-Konzentration erfolgte (vgl. Abb. 5).

Was die morphologische Ausbildung der Blätter betrifft, führte die Mischung GA 10^{-1}%/TIBA 10^{-2}% wie Abb. 1, Reihe 7 zeigt zu einer Abschwächung der TIBA-bedingten Blattflächenreduktion, andererseits aber zu einer Förderung der Fiederverwachsung. Die Blätter waren, der höheren GA-Konzentration entsprechend, zugespitzt entwickelt. Der GA-Einfluß trat noch stärker bei gleichzeitiger Anwesenheit der 10mal schwächeren TIBA-Konzentration (Mischung GA 10^{-1}%/TIBA 10^{-3}%) zutage. Es ist auffallend, daß die TIBA-bedingte Blattflächenreduktion durch Zuführen von GA abgeschwächt werden kann (vgl. Abb. 1, Reihe 7), während die TIBA-bedingte Fiederverwachsung durch GA gefördert erscheint. Die Tatsache, daß GA die TIBA-bedingte Fiederverwachsung nicht aufhebt ist nicht überraschend, zumal wie vorhin gezeigt wurde,

auch reine GA zu einer Verringerung der Fiederanzahl führt. Andererseits ist es aber auch möglich, daß die Fiederverwachsung durch eine Abschwächung der TIBA-Wirkung eintrat. Schon bei der Besprechung der Wirkung der reinen TIBA wurde darauf hingewiesen, daß Fiederverwachsung vor allem bei der schwachen TIBA-Konzentration auftritt. Durch eine Abschwächung der TIBA-Wirkung durch GA wäre somit die Förderung der Fiederverwachsung durch die hohe GA-Konzentration verständlich. Für diese Ansicht spricht auch die Wirkung der Mischung GA 10^{-1}%/TIBA 10^{-3}% (Abb. 1, Reihe 8): Obwohl bei reiner TIBA 10^{-3}% eine starke Fiederverwachsung auftrat (Abb. 1, Reihe 5) waren die Blätter der Pflanzen, die mit der genannten Mischung behandelt wurden, ganz schwach, meist aber überhaupt nicht verwachsen.

Die erhaltenen Wirkungswerte für die Mischung GA 10^{-2}%/TIBA 10^{-1}% und den weiteren Mischungskombinationen sind aus Tabelle 3 zu entnehmen. Auch hier bewirkte TIBA, trotz der schwächeren GA-Konzentration eine deutliche zusätzliche Förderung der Gesamtlänge. Dieser synergistische Einfluß war auch noch bei der ganz schwachen GA-Konzentration von 10^{-3}% festzustellen.

Was die Bildung von Ringfasciation anlangt, wurde diese auch bei Zuführung von nur 10^{-2}% GA aufgehoben, allerdings wieder nur bei den schwächeren TIBA-Konzentrationen von 10^{-2} und 10^{-3}%. Bei TIBA 10^{-1}% trat trotz der Anwesenheit von GA 10^{-2}% die Ringbildung der Apices nach dem 4,8. Blatt des Haupttriebes ein. Bei der Mischung GA 10^{-2}%/TIBA 10^{-2}% war die Ringfasciation aufgehoben, dafür erschienen bei zwei Pflanzen fasciierte Blüten, bei drei dagegen vegetative Vegetationspunkte nach dem 8,6. Blatt des Haupttriebes. Die Mischung GA 10^{-2}%/TIBA 10^{-3}% zeigte ebenfalls keine Ringfasciation, sondern es bildeten sich Blüten erst nach dem 11,5. Blatt (Blühhemmung, vgl. Abb. 5).

Es muß noch erwähnt werden, daß bei der Mischung GA 10^{-2}%/TIBA 10^{-1}% sowie GA 10^{-3}%/TIBA 10^{-2}% unmittelbar unterhalb der Ringbildung häufig die Ausbildung eines oder mehrerer Blättchen beobachtet werden konnte. Einen Eindruck dieser Bildung vermittelt Abb. 3 unten (c).

Mischungen, bei welchen GA nur in einer Konzentration von 10^{-3}% zur TIBA beigegeben war, zeigten, abgesehen von der bereits erwähnten erhöhten Förderwirkung auf die Gesamtlänge, die Eigenschaften der entsprechenden reinen TIBA-Lösungen (vgl. Tabelle 3 und Abb. 5).

Über die Wurzelbildung der mit den genannten Mischungen behandelten Pflanzen, kann zusammenfassend gesagt werden, daß trotz der gleichzeitigen Anwesenheit hoher GA-Konzentrationen zu TIBA überall der *hemmende Einfluß der TIBA erhalten blieb* (Tabelle 3). Gibberellin hatte somit im Gegensatz zu den erwähnten starken antagonistischen und synergistischen Einflüssen bei anderen Pflanzenorganen keinen Einfluß auf die TIBA-bedingte Wurzelbildungshemmung.

Diskussion

In vorliegenden Untersuchungen wurde die morphoregulatorische Wirksamkeit von TIBA und GA sowie von Mischungen TIBA/GA bei *Lycopersicon esculentum* MILL., Sorte „Bonner Beste", untersucht. Dabei wurde gefunden, daß reine TIBA zu einer starken Förderung der Hypocotyle bei gleichzeitiger schwacher Hemmung der höheren Internodien führt. Auf eine wachstumsfördernde Wirkung der TIBA auf die Internodien von *Ipomoea caerulea* hat jüngst auch NJOKU (1958) hingewiesen. Auch bei früheren Versuchen des Verfassers an *Solanum nigrum* konnte ein fördernder Einfluß der TIBA auf das Internodienwachstum festgestellt werden. Es dürfte außer Zweifel stehen, daß die im *Avena*-Test als starker Hemmstoff gefundene TIBA bei gewissen Pflanzen und in bestimmter Konzentration zu einer stärkeren Wachstumsanregung führen kann. Ob diese fördernde Wirkung auf gleiche Ursachen zurückzuführen ist, wie die unter anderem von THIMANN und BONNER (1948) erwähnte, ist sehr fraglich, zumal in den Versuchen der genannten Autoren nur die schwachen Konzentrationen fördernd wirkten, in unseren Versuchen aber gerade die stärkste (10^{-1}%ige) Lösung die stärkste Förderung bewirkte. GA, welche als ein starker internodienfördernder Stoff bekannt ist (z. B. STOWE und YAMAKI 1957) führte auch bei Tomatenpflanzen zu der erwarteten Förderung der Internodienlänge. *Durch gleichzeitiges Zuführen von TIBA zu GA konnte die GA-bedingte Wachstumssteigerung noch bedeutend erhöht werden.* Es muß hier an eine *synergistische Wirkung* von GA und TIBA gedacht werden. Wie aus Abb. 1 der Arbeit von APPLEGATE (1957), der *Zinnia elegans* mit Mischungen von TIBA und GA behandelte, ersichtlich ist, führte auch dort die Mischung GA/TIBA in höheren Konzentrationen nicht nur zu einer vollkommenen Aufhebung der bei diesem Versuchsobjekt auftretenden TIBA-bedingten Hemmung, sondern auch zu einer etwas stärkeren Internodienförderung als reine GA. Die synergistische Wirkung der TIBA folgte in unserem Versuch einer *Optimumskurve*, welche ihr Wirkungsoptimum bei einer TIBA-Konzentration von 10^{-2}% erreichte.

Im Gegensatz zu zahlreichen Untersuchungen, bei welchen eine blühfördernde Wirksamkeit der GA bei verschiedenen Versuchspflanzen gefunden wurde (z. B. LANG 1956, BÜNSOW und HARDER 1956) bewirkte GA in höheren Konzentrationen bei unseren Tomatenpflanzen eine *Verzögerung der Blütenbildung.* Diese Blühverzögerung konnte durch das gleichzeitige Zuführen von TIBA in höheren Konzentrationen herabgemindert werden. Die mehrfach gefundene blühfördernde Wirkung der TIBA (vgl. z. B. ZIMMERMANN und HITCHCOCK 1942, WAARD und ROODENBURG 1948) wirkte bei unserem Versuchsobjekt offensichtlich der blühhemmenden Wirkung der GA entgegen.

Die von TIBA induzierte Ringfasciation (GORTER 1951) *konnte durch das gleichzeitige Zuführen von GA verhindert werden.* War allerdings die TIBA-Konzentration sehr hoch, trat trotz der Anwesenheit von GA eine Ringfasciation in Erscheinung. In einem solchen Fall fiel auf, daß GA einen hemmenden Einfluß auf die Wachstumsgeschwindigkeit der TIBA-bedingten fasciierten Apices ausübte. Die Annahme, die gelegentlich von Untersuchungen mit Mischungen von TIBA und α-Naphthylessigsäure gemacht wurde (KIERMAYER 1959), nämlich, daß eine *Verminderung* der Wachstumsgeschwindigkeit für die Aufhebung der TIBA-bedingten Ringfasciation verantwortlich sein könnte, erfährt durch die Versuche mit Gibberellinsäure keine direkte Unterstützung: Trotz der GA-bedingten Wachstums*anregung* wurde die Wirkung der TIBA hinsichtlich der Induktion von Ringfasciation aufgehoben. Ob GA trotz der starken internodienfördernden Wirkung vielleicht doch einen hemmenden Einfluß auf die meristematischen Zellen des Vegetationskegels ausübt und ein derartiger Wirkungsmechanismus zur Aufhebung der TIBA-bedingten Ringfasciation führt, bedarf noch weiterer Untersuchungen. In diesem Zusammenhang muß auf Befunde von KATO (1957) hingewiesen werden, der einen hemmenden Einfluß von GA auf die Ausbildung meristematischer Callusgewebszellen feststellte.

Die Blattmorphologie wurde durch GA insofern beeinflußt, als an Stelle der normalen gezähnten Fiedern des Tomatenblattes, zugespitzte ungezähnte Blättchen ausgebildet wurden. TIBA verursachte die bereits bekannten Blattmorphosen, welche in einer Reduktion der Blattfläche und Verwachsung der Blattfiedern bestehen. Durch die gleichzeitige Anwesenheit von TIBA und GA wurde die TIBA-bedingte Blattflächenreduktion z. T. abgeschwächt und auch die Fiederverwachsung entsprechend dem Mischungsverhältnis beeinflußt.

Während die Zuführung von GA und TIBA bei den oberirdischen Organen der Tomatenpflanzen stets einen markanten Einfluß auf die Differenzierungsvorgänge ausübte, ergab sich bei den Wurzeln keinerlei Beeinflußbarkeit: Die durch TIBA hervorgerufene Wurzelbildungshemmung konnte auch durch Zuführen höherer GA-Konzentrationen nicht beeinflußt werden.

Es muß noch darauf hingewiesen werden, daß qualitativ gleiche morphologische Veränderungen, wie die durch Mischungen von TIBA und GA bedingten, auch beobachtet werden konnten, wenn die Lösungen *lokal voneinander getrennt* (und zwar durch Behandlung eines Keimblattes mit TIBA und des anderen Keimblattes mit GA) appliziert wurden. Die Möglichkeit, daß eine *in vitro* erfolgende chemische Umsetzung der beiden Stoffe in den Mischlösungen für die Wirkungsänderungen verantwortlich ist, scheint daher unwahrscheinlich. Auch eine p_H-Änderung der Mischlösung und eine damit verbundene

Verschiebung der Wirksamkeit (wie sie z. B. LINSER und KIERMAYER 1959 bei *Avena*-Koleoptilen für verschiedene Stoffe fanden) scheint unwahrscheinlich, zumal, wie Tabelle 1 zeigt, die Mischlösungen ganz ähnliche p_H-Werte aufwiesen wie die Lösungen der einzelnen Wirkstoffe. Die Wirksamkeitsänderung der TIBA in Gegenwart von GA dürfte daher als Folge einer Änderung der biochemischen Aktivität bzw. einer physiologischen Umstimmung (z. B. Veränderung der Wachstumsgeschwindigkeit) der Pflanze eintreten.

Zusammenfassung

Tomatenpflanzen der Sorte „Bonner Beste" wurden im Keimblattstadium mit TIBA, GA sowie Mischungen von TIBA und GA behandelt. Durch die Wirkstoffapplikation ergaben sich folgende Wachstumsänderungen:

1. GA führte zu einer Steigerung des Internodienwachstums, einer Verzögerung der Blütenbildung sowie zu einer Vereinfachung der Blättchenform. Auf die Wurzelbildung war GA ohne Einfluß.

2. TIBA ergab eine Förderung der Hypocotyllängen bei gleichzeitiger schwacher Hemmung der Internodien, Hemmung des internodialen Dickenwachstums, Induktion von Ringfasciation, Blattflächenreduktion und Fiederverwachsung sowie eine starke Hemmung der Wurzelbildung.

3. Mischungen von GA und TIBA wirkten auf das Längenwachstum der Internodien stärker fördernd als GA allein; eine synergistische Wirkung von GA und TIBA ist daher wahrscheinlich.

4. Die TIBA-bedingte Ringfasciation der Vegetationsspitzen wurde durch das gleichzeitige Zuführen von GA verhindert.

5. Die TIBA-bedingte Blattflächenreduktion wurde durch GA vermindert.

6. GA hatte keinen Einfluß auf die TIBA-induzierte Hemmung des internodialen Dickenwachstums und die Wurzelbildungshemmung.

Literatur

APPLEGATE, H. G.: Polarity and gibberellic acid in intact plants. Bot. Gaz. **119**, 76—78 (1957).

BÜNSOW, R., u. R. HARDER: Bütenbildung von *Bryophyllum* durch Gibberellin. Naturwissenschaften **43**, 479—480 (1956).

GORTER, C. J.: The influence of 2.3.5-triiodobenzoic acid on the growing points of tomatoes II. The initiation of ring-fasciations. Proc. kon. ned. Akad. Wet. **54**, 180—190 (1951).

KATO, J.: Studies on the physiological effect of Gibberellin II. On the interaction of gibberellin with auxins and growth inhibitors. Physiol. Plantarum (Cph.) **11**, 10—15 (1958).

KIERMAYER, O.: Zur Beeinflussung der morphoregulatorischen Wirksamkeit von 2.3.5-Trijodbenzoesäure (TIBA) durch α-Naphthylessigsäure. Physiol. Plantarum (Cph.) **12**, 841—853 (1959).

KUSE, G.: Effect of 2,3,5-triiodobenzoic acid on the growth of lateral bud and tropism of petiole. Mem. Coll. Sci. Univ. Kyoto B **20**, 207—215 (1953).

KUSE, G.: Necessity of auxin for the growth effect of gibberellin. Bot. Mag. (Tokyo) **71**, 151—159 (1958).

LANG, A.: Stem elongation in a rosette plant, induced by gibberellic acid. Naturwissenschaften **43**, 257—258 (1956).

LINSER, H., u. O. KIERMAYER: Die Wirksamkeit verschiedener Wuchs- und Hemmstoffe in gepufferten Lanolinpasten verschiedener Wasserstoffionenkonzentration. Protoplasma **51**, 112—122 (1959).

NJOKU, E.: Effect of gibberellic acid on leaf form. Nature (Lond.) **182**, 1097—1098 (1958).

STOWE, B. B., and T. YAMAKI: The history and physiological action of the gibberellins. Ann. Rev. Plant Physiol. **8**, 181—216 (1957).

THIMANN, K. V., and W. D. BONNER: The action of triiodobenzoic acid on growth. Plant Physiol. **23**, 158—161 (1948).

WAARD, J. DE, and J. W. M. ROODENBURG: Premature flowerbud initiation in tomato-seedlings caused by 2.3.5-triiodobenzoic acid. Proc. kon. ned. Akad. Wet. **51**, 248—251 (1948).

WENCK, U.: Die Wirkung von Wuchs- und Hemmstoffen auf die Blattform. Z. Bot. **40**, 33—51 (1952).

ZIMMERMAN, P. W., and A. E. HITCHCOCK: Flowering habit and correlation of organs modified by triiodobenzoic acid. Contrib. Boyce Thompson Inst. **12**, 492—496 (1942).

ZIMMERMAN, P. W., and A. E. HITCHCOCK: Triiodobenzoic acid influences flower formation of tomatoes. Contrib. Boyce Thompson Inst. **15**, 353—361 (1949).

Dr. OSWALD KIERMAYER,
Biologisches Laboratorium der Österreichische Stickstoffwerke A. G.,
Linz 2, Haag 19, Österreich.

Planta 55, 169—207 (1960)

Aus dem Botanischen Institut der Universität Bonn und dem Botanischen Institut der Technischen Hochschule München

ZUR ÄTIOLOGIE DER ANREICHERUNG VON AMINOSÄUREN UND AMIDEN IM WURZELRAUM VON *HELIANTHUS ANNUUS* L.

EIN BEITRAG ZUR KLÄRUNG DER PROBLEME DER RHIZOSPHÄRE

Von

BURKHARD FRENZEL

Mit 5 Textabbildungen

(Eingegangen am 22. April 1960)

A. Einleitung

Die umfangreichen Untersuchungen, die in den letzten Jahrzehnten zur Klärung der Probleme der Allelopathie und der Rhizosphäre durchgeführt worden sind, lassen vermuten, daß sich in der Erde neben der Aufnahme und Abgabe von Ionen anorganischer Salze durch die Wurzeln höherer Pflanzen Vorgänge abspielen, bei denen organische, zelleigene Substanzen einigen Pflanzen entweichen und von anderen wieder genützt werden können. Hierbei ist allerdings zu scheiden zwischen der Abgabe aus toten, absterbenden oder verwundeten Zellen und einem Austritt organischer Stoffe aus lebenden Zellen. Die Abgabe aus absterbenden, verletzten oder toten Zellen wird sicherlich ständig während des Lebens der gesamten Pflanze stattfinden. Ob dieser Vorgang aber ausreicht, um, abgesehen von der Nährsalz- und Wasserkonkurrenz, die Wechselwirkungen benachbart wachsender höherer Pflanzen vollends zu erklären, ist fraglich. So kommt dem Problem der Abgabe organischer Substanzen aus lebenden Wurzeln höherer Pflanzen eine ganz besondere Bedeutung zu, und zwar nicht nur für die Praxis, sondern in hohem Maße auch für die Wissenschaft, denn unsere Vorstellungen von der Wurzel als einem absorbierenden und synthetisierenden Organ würden wesentliche Ergänzungen erfahren, falls sich eine regelmäßige Abgabe organischer Stoffe aus lebenden Wurzelzellen nachweisen ließe.

Wie bereits früher (FRENZEL 1957) ausgeführt wurde, kann dieses Problem im wesentlichen nur bei steriler Kultur intakter Pflanzen auf einem wäßrigen Nährmedium bearbeitet werden, obwohl sich dieses Verfahren von den in der Natur waltenden Verhältnissen stark unterscheidet; geeignete weitere Experimente müssen dann zeigen, in welchem Maße den so gewonnenen Erkenntnissen eine allgemeine Bedeutung zukommt.

Die bisher durchgeführten Untersuchungen lehren, daß von bestimmten höheren Pflanzen bei Sterilkultur auf einer wäßrigen Nährlösung zahlreiche organische Substanzen durch die intakten Wurzeln an die Nährlösung abgegeben werden (vgl. unter anderen RADEMACHER 1959, FRENZEL 1957). Meist wurde jedoch der Frage, ob die Substanzen zum überwiegenden Teil toten, absterbenden bzw. verwundeten Zellen entweichen, oder ob sie von lebenden Zellen geliefert werden, nicht ausreichend Beachtung geschenkt. Der Mechanismus des Abgabevorganges ist erst recht völlig unklar. In der vorliegenden Arbeit soll daher der Versuch unternommen werden, diese beiden Probleme intensiver zu bearbeiten; d. h. es ist die Frage zu klären, welchen Anteil die lebenden Zellen der Wurzeloberfläche an der Anreicherung bestimmter Aminosäuren und Amide im Wurzelraum haben und, falls den lebenden Zellen hierbei eine gewisse Bedeutung zukommen sollte, welche Ursachen dieser Abgabe zugrunde liegen.

Bevor die entsprechenden Versuche dargestellt werden können, sind jedoch noch einige Begriffe zu klären, da die von den verschiedenen Autoren angewandten Termini, die den Abgabevorgang organischer Substanzen aus den Wurzeln der Pflanzen kausal oder beschreibend bezeichnen, oft in unterschiedlichem Sinne gebraucht wurden.

Die Anreicherung der Substanzen im Wurzelraum kann auf sehr verschiedenem Wege erfolgen:

1. Es ist denkbar, daß bestimmte Substanzen, wie Zucker, Aminosäuren, Amide, organische Säuren u. a., erst im Wurzelraum, also außerhalb der Wurzeln, gebildet werden, und zwar entweder durch Synthese oder durch Abbau und Umbau aus höhermolekularen Substanzen, die beim Absterben der Zellen oder aber aus lebenden Zellen in Freiheit gesetzt werden. Hierbei müßten extracelluläre Fermente oder Enzyme, die in den Plasmagrenzschichten („cell surface" im Sinne von ROTHSTEIN und MEIER 1948, ROTHSTEIN 1954a; „Glykosome" ROTHSTEIN 1954b) lokalisiert sind, maßgeblich beteiligt sein. Wenn auch auf diese Weise die neu entstandenen Stoffe letzten Endes auf Substanzen zurückzuführen sind, die von der höheren Pflanze geliefert wurden, so sind sie doch erst außerhalb der Pflanze gebildet worden und stellen somit „Neubildungen" dar.

2. Die betreffenden Substanzen können aus toten, absterbenden oder verletzten Zellen entwichen sein. Es handelt sich also zwar um eine Abgabe aus der Wurzel, aber diese Abgabe ist von kurzer Dauer und beschränktem Umfange, da sie nur bis zu dem durch die Diffusion gegebenen Gleichgewichtszustand führen kann, dessen Ausgangspunkt die beim Absterben der Zelle in gebundener und freier Form in ihr vorhandene Stoffmenge war. Dieser Vorgang möge als „Entleerung" bezeichnet werden.

3. Bestimmte Stoffe vermögen aus lebenden Zellen in die Nährlösung überzutreten, weil aktive Stoffwechselvorgänge, d. h. energiezehrende Prozesse, nicht nur die Abgabe beeinflussen, sondern sie sogar erst verursachen und gewährleisten. Hierbei handelt es sich nicht um eine Veränderung der Permeabilitätsverhältnisse, sondern um die energieerfordernde Auslösung und Aufrechterhaltung eines Transportmechanismus. Für diesen Vorgang sollte in Analogie zu der Bezeichnung „aktive Stoffaufnahme" und „active transport" (ROSENBERG 1954, LE FEVRE 1954, WILBRANDT 1954, DANIELLI 1954 u. a.) der Terminus „aktive Ausscheidung" verwandt werden (BÖRNER und RADEMACHER 1957, BÖRNER 1956; „Ausscheidung" bei FRENZEL 1957).

4. Die in der Nährlösung nachweisbaren organischen Substanzen entstammen zwar ebenfalls lebenden Zellen; sie sind diesen jedoch im Gegensatz zu der eben erwähnten Möglichkeit nach außen entwichen, weil die Semipermeabilitätsschranke mindestens zeitweise nicht unüberwindbar oder die Bindung dieser Stoffe an andere Komplexe in der Zelle nicht (ständig) fest genug war. Dieses nicht vollständig blockierte Entweichen, das von MARTIN (1957) als „Stoffverlust" bezeichnet wurde, ist in seinem Ausmaß durch sehr verschiedene Stoffwechselvorgänge und Zustandsänderungen der Permeabilität des Plasmas und seiner Grenzschichten beeinflußbar und sollte deshalb besser als „teilweise regulierbarer Stoffverlust" gekennzeichnet werden. Der erwähnte Begriff ist möglicherweise mit dem der „facilitated diffusion" (DANIELLI 1954) identisch.

Im Gegensatz zu den ersten beiden Vorgängen dürften die beiden letzten experimentell recht schwer voneinander zu trennen sein, da vielfach eine „aktive Ausscheidung" durch Stoffwechselvorgänge, die die Abgabe bestimmter Substanzen lediglich erleichtern oder erschweren, vorgetäuscht werden mag. Ähnliche Bedenken äußerten unlängst besonders ROSENBERG (1954) und DANIELLI (1954) bei einer Diskussion der Hinweise auf einen „active transport".

Aus Tabelle 4 wird ersichtlich, daß die von den Wurzeln in Sterilkultur an das flüssige Nährmedium abgegebenen organischen Stoffe ausnahmslos keine Stoffwechselendprodukte („Dissimilationsprodukte", FREY-WYSSLING 1949) sind, sondern lebenswichtige Substanzen darstellen. Sie müssen also als „Sekrete" (FREY-WYSSLING 1935, 1949; KISSER 1958) bezeichnet werden, soweit sie von gesunden Zellen abgegeben werden. Über die von KISSER (1958) für solche Stoffe zusätzlich geforderte physiologische Bedeutung nach ihrer Abgabe aus den Zellen vermögen jedoch vorläufig keine Angaben gemacht zu werden (vgl. auch FREY-WYSSLING 1949). Die Bezeichnung eines Stoffes als „Sekret" darf aber nicht den Eindruck erwecken, daß die dieses Sekret abgebenden Zellen Drüsen darstellen müssen. In welchem Maße eine Drüsentätigkeit bei der Abgabe organischer Substanzen aus den Wurzeln beteiligt ist, soll erst nach Erörterung der Versuchsergebnisse diskutiert werden.

B. Methodik

1. Kultur der Versuchsobjekte

Die Sonnenblumen wurden, wie in der früheren Arbeit geschildert worden war (FRENZEL 1957; hier auch genaue Angaben über das Sterilisations- und Kulturverfahren), auf Knopscher Nährlösung von der Keimung bis zu einem Alter von 9—18 Tagen kultiviert. Die Kulturdauer richtete sich nach der Art der durchzuführenden Versuche. Im Gegensatz zu den früheren Experimenten, bei denen die Abgabe der Aminosäuren und Amide in Abhängigkeit von den Umweltverhältnissen geprüft werden sollte, wurden die Pflanzen bei den hier zu beschreibenden Versuchen lediglich unter optimalen Kulturbedingungen gezüchtet, d. h. bei 21°C, guter Belüftung des Wurzel- und Luftraumes der Versuchskolben (3maliger Luftwechsel der Gefäße pro Minute) und 16-Std-Langtagbelichtung (3000 Lux im Kulturgefäß; der Wurzelraum wurde notdürftig verdunkelt; vgl. FRENZEL 1957).

Tabelle 1. *Liste der als biologische Testobjekte verwandten Neurospora crassa-Defektmutanten*[1]

Stamm-Nr.	Art der Defektmutante
S 1007a	Asparagine-less
33050A	Valine-less
33757—15300	Leucine-less
35423a	Threonine-less

[1] Es ist mir ein ganz besonderes Bedürfnis, Herrn Professor TATUM für die Überlassung der erwähnten Pilzstämme zu danken.

Da es das Ziel der vorliegenden Arbeit ist, das Problem des Ortes und der Ursachen der Substanzabgabe zu untersuchen, war es erforderlich, einerseits unter für die Pflanzen möglichst wenig anomalen Verhältnissen zu arbeiten und andererseits die stärkste Abgabe der Substanzen zu erzielen. Beides ist, wie die früheren Untersuchungen gezeigt hatten (FRENZEL 1957), bei der Sterilkultur von *Helianthus annuus* unter den geschilderten optimalen Bedingungen gewährleistet.

Im Verlauf mehrerer Versuchsgruppen wurde die Abgabe der Aminoverbindungen mit Hilfe eines biologischen Testverfahrens geprüft. Hierbei ist das Wachstum von Mikroorganismen, die die Fähigkeit verloren haben, bestimmte Aminoverbindungen zu synthetisieren (Defektmutanten), ein Maß der stattfindenden Abgabe dieser für sie lebenswichtigen Substanzen, wenn der Wurzelraum der Sonnenblumen mit den erwähnten Defektmutanten beimpft worden ist. In der vorliegenden Untersuchung wurden ausnahmslos Defektmutanten von *Neurospora crassa* verwandt (Herkunft: TATUM; Tabelle 1).

Die Pilze wurden zunächst auf dem „minimal medium" kultiviert, bis sie reichlich Conidiosporen gebildet hatten.

Das „minimal medium" bestand aus:

Ammoniumtartrat	5,0 g	B	0,01 mg
NH_4NO_3	1,0 g	Cu	0,1 mg
KH_2PO_4	1,0 g	Fe	0,2 mg
$MgSO_4 \cdot 7\,H_2O$	0,5 g	Mn	0,02 mg
NaCl	0,1 g	Mo	0,02 mg
$CaCl_2$	0,1 g	Zn	2,0 mg
Saccharose	15,0 g	H_2O	1000,0 ml
Biotin	5×10^{-6} g	Agar Agar	30,0 g

1 mg der von der jeweiligen Defektmutante benötigten Aminosäure pro 10 ml Nährlösung (BEADLE und TATUM 1945).

Vor der Verwendung wurde der Agar entsprechend den Angaben von RYAN, BEADLE und TATUM (1943) gereinigt.

Je 20 bzw. 40 ml des oben erwähnten Nährbodens wurden in 50- oder 100 ml-Erlenmeyer-Kolben gegeben, 20 min bei 1,5 atm im Autoklaven sterilisiert, nach Abkühlen und einem mindestens 2tägigen Kontrollaufenthalt im Brutraum mit den jeweiligen Mutanten beimpft und anschließend in den 21°C warmen Kulturraum, in dem auch die Sonnenblumen steril gezogen wurden, gebracht. Nach 7 Tagen hatte sich ein dichtes Mycel gebildet, das reichlich Conidiosporen produzierte.

Sollte der Wurzelraum der bisher steril kultivierten Sonnenblumenpflanzen mit bestimmten *Neurospora crassa*-Mutanten beimpft werden, dann wurde folgendes Verfahren angewandt: In der Impfkammer wurden in ein Kulturgefäß der jeweiligen *Neurospora crassa*-Mutante 10 ml steriler Knopscher Nährlösung gegossen und kräftig umgeschüttelt. Hierbei lösten sich die Conidiosporen in so großer Zahl von den Hyphen, daß eine trübe Suspension entstand. Außerdem gelangten Teile des Mycels in diese Suspension. Kontrollversuche hatten gezeigt, daß an den Conidiosporen und besonders an den abgerissenen Hyphenstücken bisweilen kleine Mengen des „minimal medium" haften. Diese Spuren des bisherigen Substrates reichen aus, um den betreffenden abgerissenen Teilen des Pilzes bessere Keimungsbedingungen zu verschaffen als den Teilen, die ohne Substratreste in die neue Lösung übertraten. Daher wurde es erforderlich, die mit der beschriebenen Methode gewonnenen Conidiosporen und Hyphenreste zu reinigen, bevor sie in den Wurzelraum der Sonnenblumen geimpft wurden. Zu diesem Zwecke wurde die Conidiosporensuspension auf ein vorher trockensterilisiertes (2mal 7 Std bei 160°C im

Trockenschrank) Bakterienfilter der Firma Schott und Gen. überführt und mit 100 ml sterilisierter Knopscher Nährlösung (2mal 30 min bei 1,5 atm im Autoklaven) übergossen und an der Wasserstrahlpumpe gewaschen. Während dieser Prozedur wurden die Conidiosporen vor Verunreinigung durch Sporen anderer Pilze oder Bakterien geschützt, indem über das Bakterienfilter ein mit der gesamten Anlage sterilisiertes 250 ml-Becherglas gestülpt war. Die gewaschenen Conidiosporen und Hyphenreste wurden anschließend mit 20 ml sterilisierter Knopscher Nährlösung aufgenommen und in drei keimfreie Kulturgefäße gegeben, in denen je 5—8 vier bis zehn Tage alte Sonnenblumen wurzelten.

Vorversuche hatten gezeigt, daß die Conidiosporen der verwandten Defektmutanten auf der von Sonnenblumen nicht bewachsenen Knopschen Nährlösung, in der weder die erforderliche organische C-Quelle, noch Biotin, noch Ammoniumtartrat, noch die betreffende Aminosäure vorhanden waren, selbst nach mehreren Wochen Kulturdauer nicht auskeimten. Bei Gegenwart der Wurzeln steril kultivierter Sonnenblumenpflanzen trat jedoch schon nach 1—2 Tagen ein meist außerordentlich üppiges Hyphenwachstum der ausgekeimten Conidiosporen ein (Abb. 1 bis 3), wobei die Hyphen nur locker die Wurzeln umgaben, aber nicht in sie eindrangen (Abb. 1). Diese Tatsache ist ein sicherer Hinweis auf die Abgabe der jeweils erforderlichen Aminosäuren, wahrscheinlich auch auf die Produktion von Zuckern und Biotin durch die Sonnenblumenwurzeln.

Ryan (1946), Horowitz (1950), Giles und Lederberg (1948) u. a. machten darauf aufmerksam, daß bei längerer Kultur der Defektmutanten von *Neurospora crassa* gelegentlich Rückmutationen auftreten, wodurch die betreffenden Stämme von der bisher erforderlichen Aminosäurequelle unabhängig werden. Diese Rückmutationen müßten im vorliegenden Falle eine Abgabe von Aminosäuren vortäuschen, die gar nicht stattfindet. Daher wurde durch wiederholte Kontrollen während der einzelnen Versuchsreihen dem Auftreten dieser Rückmutationen besondere Beachtung geschenkt. Bisher wurden sie jedoch in den eigenen Versuchen nie beobachtet.

2. Versuche zur quantitativen chemischen Analyse der von den Wurzeln abgegebenen Aminosäuren und Amiden

Eine Untersuchung der Ursachen der Abgabe organischer Substanzen durch die Wurzeln benötigt als sichere Grundlage, daß die unter den jeweiligen Kulturbedingungen von den Wurzeln abgegebenen Substanzmengen einwandfrei bestimmt werden können. Tatsächlich ist es jedoch bei den in diesem Falle gegebenen Verhältnissen außerordentlich schwer, dieser Forderung zu entsprechen, denn die sehr geringen Substanzmengen erschweren jede quantitative Analyse beträchtlich.

Ryan, Beadle und Tatum (1943) arbeiteten ein Verfahren der quantitativen chemischen Analyse mit Hilfe des *Neurospora crassa*-Tests aus. Dieses Verfahren ist hier jedoch nicht anwendbar, da, wie oben bereits hervorgehoben wurde, die Wurzeln der Sonnenblumenpflanzen wahrscheinlich nicht nur bestimmte Aminosäuren und Amide, sondern auch Zucker und Biotin (?) (vgl. West 1939) in das für das Pilzwachstum sehr ungünstige Milieu abgeben. Hierbei dürften sich Wachstumsstimulationen verschiedener Art überlagern und somit die erzielten Ergebnisse verwischen.

Wieland u. Mitarb. (Wieland 1948; Wieland und Fischer 1948; Wieland und Wirth 1950, 1951) arbeiteten als besonders bei der Papierchromatographie leicht zu handhabendes Mikroverfahren der quantitativen Bestimmung die

„Retentionsanalyse" aus. Obwohl jedoch alle empfohlenen und mehrere eigene Lösungsmittelgemische getestet wurden, gelang es nicht, stets absolut reproduzierbare Ergebnisse zu erzielen, so daß die Retentionsanalyse bei den eigenen Versuchen nicht verwandt werden konnte.

Bei den eigenen Versuchen treten die Aminoverbindungen in der Nährlösung in einer außerordentlich geringen Konzentration auf. Um sie quantitativ bestimmen zu können, empfiehlt es sich daher, sie zunächst anzureichern. Ausgedehnte Versuchsreihen[1] zeigten jedoch, daß eine Einengung der die (von den Wurzeln abgegebenen) Aminoverbindungen enthaltenden anorganischen Nährlösung in diesem Falle nutzlos ist, da die hierbei eintretende Erhöhung der Nährsalzkonzentration eine starke Verringerung der Farbintensität der Flecken auf den Chromatogrammen bewirkt. KOCH und WEIDEL (1956) beschrieben zwar ein Verfahren zur Entfernung der anorganischen Nährsalze aus der Lösung, in der sich zelleigene Aminosäuren angereichert hatten. Der hierfür erforderliche Arbeitsaufwand ist jedoch sehr groß. Infolgedessen konnte diese Methode bei den ohnehin schon recht zeitraubenden Experimenten nicht verwandt werden.

Da die erwähnten Versuche zur quantitativen Analyse der von den Wurzeln abgegebenen Aminoverbindungen nicht den Anforderungen entsprachen, wurden die fertigen Papierchromatogramme durch Infiltration mit Paraffinöl durchsichtig gemacht und im ELKO ausgewertet. Die erzielten Ergebnisse waren zwar recht befriedigend; zur Reihenauswertung hätten jedoch erst besondere Zusatzgeräte für die nur 2—5 mm breiten Filtrierpapierstreifen gebaut werden müssen. Daher wurde auf eine Vervollkommnung dieses Verfahrens verzichtet.

Schließlich wurden zur Bestimmung der von den Wurzeln abgegebenen Mengen organischer Substanzen Versuche durchgeführt, bei denen die in steriler Knopscher Nährlösung wurzelnden Pflanzen 6 Tage lang in einer $C^{14}O_2$haltigen Atmosphäre assimilierten[2] (1 mC C^{14} pro 10 Liter Luftraum und 32—40 Pflanzen). Bei Versuchsende wurden die alkoholischen Wurzelextrakte und die wäßrige Nährlösung, in der die Pflanzen bisher gewurzelt hatten, chromatographiert. Anschließend wurde die Radioaktivität der Flecken mit einem Geigerzähler (Typ FH 49) bestimmt. Innerhalb der Versuchszeit hatte jedoch nur ein so geringer Abtransport der Assimilate in die Wurzel stattgefunden, daß sich in der Mehrzahl der Fälle selbst die Aktivität der aufgetragenen Wurzelextrakte nur undeutlich über den Nulleffekt erhob. Tatsächlich scheint der in die Wurzel gerichtete Assimilationstransport wenige Tage oder Wochen alter Jungpflanzen allgemein, und besonders in den Tagesstunden, sehr gering zu sein und im Mittel nicht 10% der von den Pflanzen gebundenen C^{14}- oder C^{13}-Mengen zu übersteigen (KURSANOV 1957; MELIN und NILSSON 1957; NELSON und GORHAM 1957; NOVITSKY 1957; PRISTUPA und KURSANOV 1957; RABIDEAU und BURR 1945; SISLER, DUGGER und GAUCH 1956; VAKLINOVA, DOMAN und RUBIN 1958)[3]. Da in den eigenen Versuchen die Ausgangsaktivität

[1] Angewandtes Verfahren der Papierchromatographie vgl. bei FRENZEL (1957).

[2] Es ist mir eine sehr angenehme Pflicht, Herrn Prof. Dr. HILKENBÄUMER, Direktor des Institutes für Obstbau der Universität Bonn, für die gütige Erlaubnis zu danken, in seinem Institut die auch noch weiter unten dargelegten Versuche durchführen zu dürfen. Sehr herzlicher Dank gebührt ebenfalls Herrn Priv.-Doz. Dr. G. BUCHLOH für seine tatkräftige Unterstützung und gerne gewährten Ratschläge.

[3] In dieser Aufstellung wurde nur der Transport der frischgebildeten Assimilate oder der zugeführten Zucker berücksichtigt, nicht aber derjenige der von außen zugeführten Wuchs- und Hemmstoffe.

in bezug auf den Zeitraum der Versuche und die Größe des Gasraumes recht gering war, konnten sich nur geringe Aktivitätsmengen in den Wurzeln anreichern. Eine merkbare Abgabe dieser markierten Substanzen an die Außenlösung fand jedoch in der Regel nicht statt.

Die mitgeteilten Versuchsergebnisse machen deutlich, daß es nicht gelang, ein brauchbares Verfahren zur quantitativen Bestimmung der von den Wurzeln abgegebenen Aminosäuren- und Amidmengen zu entwickeln. Aus diesem Grunde mußte auf einen einfachen Farbvergleich der Chromatogramme von Nährlösungen zweier unterschiedlich behandelter Versuchsgruppen oder Nährlösungshälften zurückgegriffen werden. Es wurde erstrebt, die fehlende Genauigkeit der Methode durch eine größere Zahl der Versuche möglichst auszugleichen.

Bei dem Auftragen der Nährlösung auf die Chromatogrammstreifen (2 bzw. 5 mm breit, 50 cm lang; FRENZEL 1957) werden die Salze der Nährlösung sehr stark angereichert und die auf das Papier aus der Mikropipette austretende Flüssigkeit wird durch den Föhn auf ungefähr 70°C erhitzt. Es ist denkbar, daß hierbei Eiweißkörper in gewissem Maße hydrolysiert werden und daß sich außerdem Salze der Aminosäuren und Amide bilden, die mit Ninhydrin bei der Entwicklung der Chromatogramme farbige Flecken bilden. In beiden Fällen sind die bei der Entwicklung der Chromatogramme auftretenden Farbflecken nicht repräsentativ für die ursprünglich herrschenden Verhältnisse.

Um die Bedeutung dieser Sekundäreffekte abschätzen zu können, wurden mehrere Aminosäuren, Amide und Eiweißkörper in Aqua dest. (als Kontrolle), Nährlösung nach KNOP, Nährlösung nach VAN DER CRONÉ und stickstofffreier Nährlösung nach VAN DER CRONE gelöst und anschließend chromatographiert. Im einzelnen handelte es sich um folgende Stoffe (MERCK, FLUKA, SCHUCHARDT): d,l-Asparaginsäure, l(+)-Glutaminsäure, γ-Aminobuttersäure, l(+)-Asparagin, l(+)-Glutamin, Glykokoll, β-Alanin, l(−)-Leucin, d,l-Isoleucin, d,l-Lysinmonohydrochlorid, l-Argininhydrochlorid, d,l-Serin, d,l-Threonin, l(−)-Cystin, d,l-Methionin, d,l-Phenylalanin, l(−)-Tyrosin, d,l-Valin, l(−)-Prolin, l(−)-Histidindihydrochlorid, d,l-Tryptophan; Globulin krist., Alkalialbuminat, Eialbuminat, Blutalbumin, Eialbumin, Pflanzencasein, Casein-Na und Casein nach HAMMARSTEN. In fast keinem Falle traten bei der Chromatographie der in den verschiedenen Nährlösungen gelösten Substanzen andere Flecken auf, als bei der Chromatographie der in Aqua dest. gelösten Stoffe. Die einzigen Ausnahmen bildeten die Glutaminsäure, bei der im Falle der Knopschen Nährlösung ein sonst nicht beobachtbarer Fleck auftrat, und die Asparaginsäure, die in den anorganischen Nährlösungen ein bis zwei ninhydrin-positive Salze zu bilden scheint. Da sich die R_f-Werte dieser Salze von denen der anderen Substanzen deutlich unterscheiden und sich nur die Flecken eines der Salze der Asparaginsäure mit dem des Salzes der Glutaminsäure überdecken, beeinträchtigen diese Salze die Analyse der Chromatogramme nicht.

Aus den mitgeteilten Befunden wird ersichtlich, daß die von den Wurzeln an die Nährlösung abgegebenen Substanzen beim Auftragen auf die Chromatogramme im wesentlichen keine Veränderungen erfahren, so daß die bei der Entwicklung sichtbar werdenden Flecken mit ganz wenigen (und dazu bekannten) Ausnahmen die in der Nährlösung tatsächlich vorhandenen Gegebenheiten widerspiegeln.

C. Versuchsergebnisse

1. Untersuchungen über den Lebenszustand der die Substanzen abgebenden Zellen

Einen Hinweis auf den Lebenszustand der die Substanzen abgebenden Zellen erbrachten Versuche, bei denen die Menge der von lebenden Wurzeln abgegebenen Stoffe mit derjenigen verglichen wurde, die abgetöteten Wurzeln entweichen (FRENZEL 1957).

Hierzu wurden die Wurzeln 8 Tage alter Sonnenblumenpflanzen, die unter optimalen Verhältnissen kultiviert worden waren, in der Impfkammer aus der gebrauchten Nährlösung genommen, sorgfältig mit steriler, ungebrauchter Nährlösung abgespült und in Nährlösung überführt, in der Sublimat im Verhältnis 1:500 gelöst war. Die Wurzeln anderer Versuchspflanzen wurden durch einen 15minütigen Aufenthalt in 96%igem Alkohol abgetötet und sofort in frische Nährlösung überführt. In beiden Fällen verblieben die toten Wurzeln 2 Tage lang auf der neuen Nährlösung. Anschließend wurden Chromatogramme gleicher Volumina der neuen und der alten Nährlösung sowie der alkoholischen Extrakte der durch Sublimat oder Alkohol abgetöteten Wurzeln hergestellt und miteinander verglichen. Da die Färbungsintensität der Flecken aller erwähnten Chromatogramme $\pm$ gleich war, mußten aus der gesamten toten Wurzel ungefähr so viele Aminosäuren und Amide in die Nährlösung übergetreten sein, wie die lebende Wurzel während 6 Tagen Kultur lieferte. Der Prozentsatz toter oder verletzter Zellen einer in einem wäßrigen Medium gezogenen Wurzel ist in bezug auf die Gesamtzahl der Zellen dieses Organs verschwindend gering.

Da die gesamte tote Wurzel ungefähr so viele Aminosäuren und Amide an die Nährlösung abgibt wie die lebende Wurzel während 6 Tagen, können die der lebenden Wurzel entweichenden Substanzen in der überwiegenden Menge nicht aus den wenigen toten Zellen einer maximal 8 Tage alten Wurzel stammen, sondern sie müssen von den lebenden Zellen geliefert worden sein, in denen sie dauernd neu gebildet werden.

Ähnliche Befunde wurden bei Beobachtung des Wachstums von *Neurospora crassa*-Defektmutanten erzielt. Es fiel zunächst auf, daß Pilze der Asparagine-less-, Valine-less- und Leucine-less-Mutante entgegen der Annahme von TATUM (brieflich) und entgegen den eigenen Kontrollversuchen, bei denen das Wachstum dieser Mutanten auf Knopscher Nährlösung steigender Aminosäurenkonzentrationen verfolgt wurde (auf 20 ml Nährlösung 0,00, 0,01, 0,02, 0,04, 0,08, 0,16, 0,32, 0,64 mg der zu testenden Substanz), im Wurzelraum der Sonnenblumen ein auffallend üppiges Wachstum aufwiesen. Diese Tatsache deutete auf eine sehr starke Aminosäurenabgabe.

Um einen Anhaltspunkt über die Größenordnung der abgegebenen Mengen zu erhalten, wurden je 40 ml Nährlösung, in denen 5 Sonnenblumen 6 Tage lang gewurzelt hatten, in 10 100 ml-Erlenmeyer-Kolben gefüllt und sterilisiert. Außerdem wurden Vergleichsversuche angesetzt, in denen in jeweils 40 ml frischer Knopscher Nährlösung in 5facher Wiederholung 0,0, 2,0, 4,0 und 8,0 mg Asparagin ohne und mit Biotin (5×10^{-6} g pro Liter) gelöst waren. Nach Sterilisation wurden alle Kolben mit einer Platinschlinge Conidiosporensuspension der Asparagine-less-

Mutante beimpft und bei 21°C in den Kulturraum gestellt. Nach 5 Tagen hatte sich auf der Asparagin-freien Kontrolle noch kein Mycel ausgebildet. Die gebrauchte Nährlösung wies nur ein sehr lückiges Hyphengeflecht auf, das wesentlich schwächer war als dasjenige, das sich nach 5 Tagen Kulturdauer in der Regel im Wurzelraum entwickelt hatte. Dieses glich vielmehr ungefähr demjenigen, das sich in den Gefäßen gebildet hatte, die 2,0 mg Asparagin pro 40 ml Nährlösung enthielten. Die Versuchsreihe, in der Asparagin und Biotin geboten wurde, unterschied sich lediglich durch stärkere Conidienbildung gegenüber der Reihe, in der nur Asparagin zu der anorganischen Nährlösung gegeben worden war.

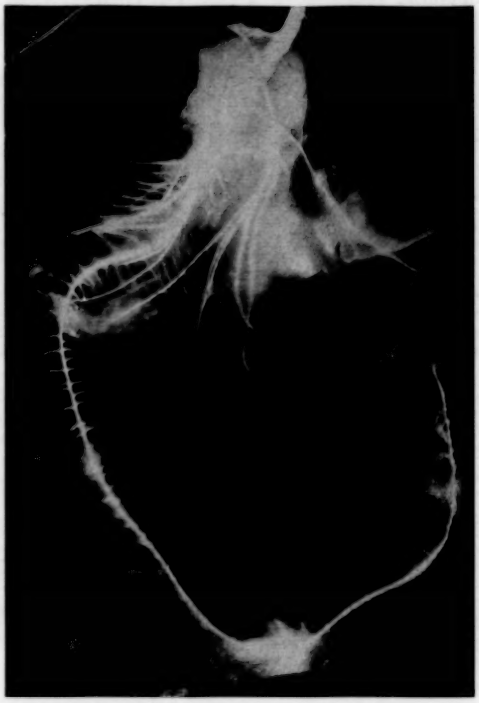

Abb. 1. Asparagine-less-Mutante. 9 Tage alte Sonnenblume, 4 Tage nach der Beimpfung. In der Mitte links hat sich ein „Wurzelhöschen" von der Wurzel gelöst und ist abgeglitten

Die Tatsache, daß die Pilze ein besseres Wachstum aufweisen, wenn sie in den Wurzelraum geimpft werden als bei Beimpfung der gebrauchten Nährlösung ohne Gegenwart der Wurzeln, läßt vermuten, daß die Pilze die Wurzeln zu erhöhter Substanzabgabe anregen, denn einerseits dringen die Pilze in die Wurzeln nicht ein, sondern umhüllen sie nur locker (Abb. 1) und andererseits werden die von den Wurzeln abgegebenen Substanzen weder durch extracelluläre Fermente in der Nährlösung zerlegt (S. 180ff.), noch beim erneuten Sterilisieren zerstört. Da nur lebende Zellen zu einer erhöhten und dauernden Abgabe angeregt werden können, müssen die betreffenden Amide aus lebenden Wurzelzellen abgegeben worden sein.

Wie bereits erwähnt wurde, glich das Wachstum der Pilze im Wurzelraum der Sonnenblumenpflanzen ungefähr demjenigen, das in den Kulturkolben erzielt wurde, in denen 2,0 mg Asparagin in 40 ml Knopscher Nährlösung gelöst worden war. Hieraus darf jedoch nicht geschlossen werden, daß die Sonnenblumenwurzeln derartig große Mengen einzelner Aminosäuren und Amide an das Außenmedium abgeben, denn außer der Abgabe bestimmter Aminosäuren muß jede weitere Abgabe von Zuckern oder Biotin das Wachstum der Pilze in der für sie sehr ungünstigen Nährlösung steigern. Bisher wurden keine eigenen Versuche durchgeführt, um die Abgabe verschiedener Zucker aus Sonnenblumenwurzeln zu

beweisen. Experimente anderer Autoren (vgl. Tabelle 4) zeigten jedoch, daß Glucose und Fructose, oder allgemein reduzierende Zucker häufig durch die Wurzeln verschiedener Pflanzen abgegeben werden. Es ist daher auch mit einer Abgabe dieser Substanzen durch Sonnenblumenwurzeln zu rechnen. Da Glucose und Fructose eine sehr gute C-Quelle für *Neurospora crassa*-Mutanten darstellen (RYAN, BEADLE und TATUM 1943), muß somit eine Überlagerung der Wachstumssteigerung durch Aminosäuren mit einer solchen durch Zucker bei der Interpretation des starken Wachstums der *Neurospora crassa*-Mutanten im Wurzelraum in Erwägung gezogen werden. Aber auch in diesem Falle muß die Abgabeintensität durch die Gegenwart der Pilze gesteigert worden sein, abermals ein Hinweis auf die Lieferung der Substanzen durch lebende Zellen.

Abb. 2. Leucine-less-Mutante. 7 Tage alte Sonnenblume, 3 Tage nach der Beimpfung

Nicht nur diese indirekten Hinweise sondern auch direkte Beobachtungen über das Wachstum der Pilze auf toten oder verletzten Teilen der Wurzeln geben Aufschluß über den Ort der Substanzabgabe.

Hierbei ist es wichtig, daß bei starker Aminosäurenproduktion durch die Wurzeln, d. h. bei starkem Wachstum der Pilze in der Nährlösung, die Wandungen der Versuchskolben, des Lufteinfuhrstutzens in den Kolben, und die Wurzeln, und zwar unabhängig davon, ob sie Wurzelhaare tragen oder nicht, gleichermaßen von Pilzhyphen umsponnen sein können. Das Vorhandensein oder Fehlen eines sich *gerade entwickelnden Neurospora crassa*-Mycels an bestimmten Stellen der Wurzeln ist also nicht durch die Art der Wurzeloberfläche bedingt, sondern durch den Ort der Substanzabgabe.

Beim Überpflanzen der Versuchsobjekte von den Reagensgläsern, in denen sie vorkultiviert wurden, auf die Erlenmeyer-Kolben, wurden bisweilen versehentlich die Hauptwurzeln verletzt oder stellenweise abgetötet. Schnell sprossende Seitenwurzeln übernahmen alsbald die Rolle der Hauptwurzeln. Die verwundeten oder toten Stellen der Hauptwurzeln wiesen selbst nach sofortiger Beimpfung der Nährlösung mit Conidiosporensuspensionen bestimmter Defektmutanten entweder überhaupt keinen Pilzbefall auf, oder ein sehr lockeres Mycel umspann, von

den lebenden Wurzelteilen kommend, die verwundeten bzw. abgestorbenen Gewebeteile. Ähnliches war an der Calyptra zu beobachten. In der Wasserkultur sind nur sehr wenige Calyptrazellen abgestorben, und selbst abgestoßene Wurzelhaubenzellen bleiben in der Nährlösung oft noch lange am Leben (vgl. auch Rogers, Pearson und Pierre 1942). Immerhin ist die Zahl toter Zellen, bezogen auf die Flächeneinheit, in der Calyptra größer als an anderen Stellen der 7—14 Tage alten Sonnenblumenwurzel. Trotzdem ist der Befall der Calyptra durch Hyphen der

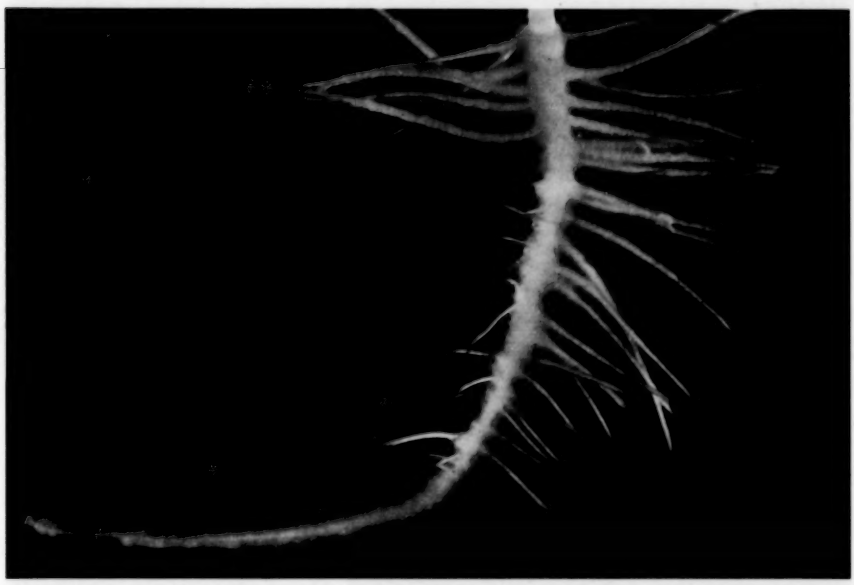

Abb. 3. Valine-less-Mutante. 4 Tage alte Sonnenblume, 2 Tage nach der Beimpfung

Asparagine-less-, Valine-less- und Threonine-less-Mutante sehr gering; Hyphen der Leucine-less-Mutante umgeben die Calyptra sogar niemals (Abb. 2 und 4), obwohl sie an anderen Teilen der Wurzel außerordentlich üppig auftreten. Es ist jedoch nicht anzunehmen, daß die Calyptrazellen kein Leucin enthalten. Somit muß das Fehlen von Hyphen der Leucin-less-Mutante als Hinweis auf eine Steuerung der Abgabe durch lebende Zellen im Bereich der Calyptra angesehen werden.

Im Gegensatz zu den mitgeteilten Befunden sind mit Ausnahme der Streckungszone der jungen Wurzeln alle anderen Teile dieses Organs meist schon nach 2 bis 3 Tagen von einem dichten Hyphengeflecht umgeben. Das Mycel, das die Calyptra bzw. die übrigen Teile der Wurzel umgibt, löst sich an der oberen und unteren Begrenzung der Streckungszone in einzelne Hyphen auf, die die Streckungszone nur in den seltensten Fällen sehr locker umspinnen. Diese Befunde deuten darauf hin, daß die Streckung der Wurzelzellen in dieser Zone schneller als das Wachstum der Pilzhyphen verläuft. Das Fehlen eines Hyphenmantels

an der Streckungszone kann also nicht als ein Hinweis darauf angesehen werden, daß dort keine Substanzabgabe stattfindet.

Die mitgeteilten Befunde zeigen, daß die Abgabe bestimmter Aminosäuren und Amide im wesentlichen aus lebenden Zellen der Wurzeln erfolgt. Die Bedeutung toter oder verletzter Zellen für diesen Vorgang ist hingegen sehr gering.

Es besteht jedoch noch die Möglichkeit, daß Eiweißkörper, die beim Absterben der Calyptra- oder der Wurzelhaarzellen in die Nährlösung übertreten, dort von extracellulären Fermenten oder von Enzymen, die in den Plasmagrenzschichten lokalisiert sind, gespalten werden. Außerdem erscheint es denkbar, daß zwar einige Aminosäuren von lebenden oder toten Zellen abgegeben werden, daß sie aber ebenfalls erst in der Nährlösung durch extracelluläre oder in den Plasmagrenzschichten lokalisierte Transaminasen unter Zuhilfenahme weiterer, von der Pflanze gelieferter Substanzen, zu anderen Aminosäuren oder Amiden umgebaut werden. Beide Vorgänge würden ebenfalls zu einer Anreicherung von Aminosäuren oder Amiden in der Nährlösung führen.

Um die Bedeutung dieser Vorgänge abschätzen zu können, wurden zunächst Versuche angesetzt, in denen geprüft wurde, ob Eiweißkörper von den Sonnenblumenwurzeln an die flüssige Nährlösung abgegeben werden.

Hierzu wurden in der Impfkammer 7 Tage lang kultivierte Pflanzen aus der Nährlösung genommen, und die Nährlösung wurde halbiert. In die eine Hälfte wurden 10 mg Pepsin (DAB 6), die in 10 ml Knopscher Nährlösung gelöst worden waren, gegeben. Die andere Nährlösungshälfte, die kein Pepsin erhielt, diente als Kontrolle. Danach wurden beide Nährlösungshälften, in denen sich jetzt keine Pflanzen mehr befanden, im Kulturraum belichtet und belüftet, ohne die Sterilität der Lösungen zu beeinträchtigen. Nach Ablauf von 7 Tagen wurden die beiden Nährlösungshälften zur Sterilitätskontrolle auf Standardnährböden abgeimpft (JANKE 1946), und anschließend wurden je 0,5 ml beider Nährlösungshälften chromatographiert.

Von den durchgeführten 20 Versuchen mußten nur 3 wegen Insterilität verworfen werden. Die auswertbaren Versuche zeigten, daß die Sonnenblumenwurzeln innerhalb von 7 Tagen Eiweißkörper abgeben. Hierauf deuteten die wesentlich stärker gefärbten Chromatogramme der Nährlösungshälften hin, in denen Pepsin gelöst war, gegenüber denjenigen der als Kontrolle dienenden Nährlösungshälften[1].

Anschließend wurde die Bedeutung extracellulärer, eiweißspaltender Fermente für die Anreicherung der Aminosäuren und Amide in der Nährlösung untersucht.

Hierzu wurde ebenfalls die Nährlösung, in der Sonnenblumen 7 Tage lang gewurzelt hatten, halbiert. Der einen Hälfte wurden 100 mg Casein-Na, gelöst in 10 ml Knopscher Nährlösung, steril zugesetzt. Die andere Hälfte diente wieder

[1] Vorversuche hatten gezeigt, daß Pepsin (DAB 6) allein diese Flecken auf den Chromatogrammen nicht ergibt.

als Kontrolle. Nach Ablauf weiterer 7 Tage, während derer die sterilen, pflanzenfreien Lösungshälften im Kulturraum belichtet und belüftet worden waren, wurde wie oben die Sterilität überprüft, und es wurden je 0,5 ml beider Nährlösungshälften chromatographiert und die Intensität der Fleckfärbung der entsprechenden Chromatogramme miteinander verglichen.

Die Resultate von 6 Versuchen mußten verworfen werden, da die Sterilität nicht erhalten geblieben war. Die auswertbaren 25 Versuche zeigten jedoch, daß das zugesetzte Casein-Na nicht gespalten worden war, denn die Fleckfärbung der Chromatogramme beider Nährlösungshälften war in allen erwähnten Versuchen gleichgeblieben.

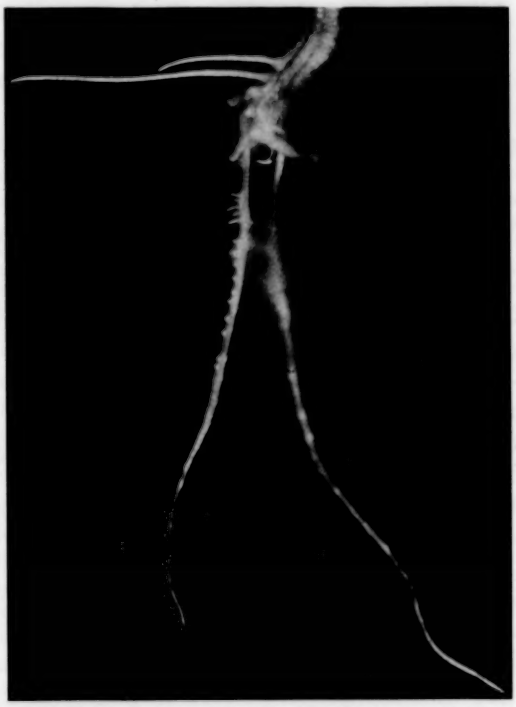

Abb. 4. Leucine-less-Mutante. 7 Tage alte Sonnenblume, 3 Tage nach der Beimpfung. Gerade beginnender Befall. Bevor diese Aufnahme hergestellt wurde, wurden die störenden Seitenwurzeln abgeschnitten

Die Bedeutung von eiweißspaltenden Fermenten, die möglicherweise in den Plasmagrenzschichten lokalisiert sein könnten, wurde in den folgenden Versuchen ermittelt:

Dem Wurzelraum ungefähr 4 Tage alter Pflanzen wurden 50 mg Casein-Na (gelöst in 10 ml Knopscher Nährlösung) steril zugesetzt. Als Kontrolle diente jeweils ein Gefäß, in dem dieselbe Zahl gleich alter Pflanzen unter denselben Umweltverhältnissen, oder ohne Zugabe von Casein-Na, kultiviert wurde. Nach Ablauf von 7 Tagen wurde die Sterilität wie gewohnt überprüft, und es wurden je 0,5 ml beider Nährlösungstypen chromatographiert. Die Ergebnisse von 4 Versuchen waren unbrauchbar. 20 weitere Versuche zu je 6 Kulturkolben konnten jedoch genutzt werden. Die Chromatogramme derjenigen Nährlösungshälfte, zu der Casein-Na gegeben worden war, waren nicht stärker gefärbt, als die der caseinfreien Nährlösung.

Da die Wurzeln auf beiden Nährlösungen gleich gut gewachsen waren (im Mittel von 120 z. T. recht weit streuenden Einzelversuchen betrug das Frischgewicht einer in der caseinfreien Nährlösung gezogenen Wurzel 883,0 mg, Trockengewicht 53,0 mg; im Mittel von 120 ebenfalls z. T. recht stark streuenden Einzelversuchen bezifferte sich als das Frischgewicht einer auf der caseinhaltigen Nährlösung gezogenen Wurzel

zu 838,0 mg, das Trockengewicht zu 51,2 mg), wird aus der gleichen Farbintensität der Chromatogramme beider Nährlösungstypen deutlich, daß keine Spaltung der zugesetzten Eiweißpräparate durch Fermente aufgetreten ist, die in Plasmagrenzschichten lokalisiert sind.

Hieraus geht hervor, daß eine Spaltung von Eiweißkörpern, die beim Absterben einiger Wurzelzellen in Freiheit gesetzt werden, unter den verwandten Kulturbedingungen in der Nährlösung nicht stattfindet.

Abb. 5. Asparagine-less-Mutante. 9 Tage alte Sonnenblume, 4 Tage nach der Beimpfung. Gerade beginnender Befall

Um die zweite erwähnte Möglichkeit zu überprüfen, nämlich die der nachträglichen Umaminierung einiger abgegebener Substanzen in der Nährlösung, wurden in 3 Versuchsreihen Beobachtungen über den Umbau dreier wichtiger Aminosäuren und Amide, nämlich des Asparagins, des Alanins und der Glutaminsäure, verfolgt.

Hierzu wurden wiederum sterile Nährlösungen, in denen 7 Tage lang Sonnenblumen gewurzelt hatten, halbiert. In einer Versuchsreihe wurden in die eine Lösungshälfte 20 γ/10 ml Asparagin gegeben; die andere Lösungshälfte diente auch hier als Kontrolle. In den beiden anderen Versuchsreihen wurde entsprechend die Transaminierung von 20 γ/10 ml Alanin bzw. Glutaminsäure verfolgt. Die pflanzenlosen, sterilen Kulturgefäße verblieben wiederum 7 Tage unter den üblichen Bedingungen im Kulturraum. Nach Ablauf dieser Frist wurde die Sterilität überprüft, und es wurden die Chromatogramme von je 0,5 ml der Nährlösungsvarianten der betreffenden Versuchsreihe miteinander verglichen.

Da auf den Chromatogrammen der mit bestimmten Aminoverbindungen angereicherten Nährlösungen niemals die Flecken anderer Substanzen als der zugegebenen in größerer Deutlichkeit als auf den Kontrollchromatogrammen beobachtet werden konnten, muß angenommen werden, daß in der Nährlösung keine Umaminierung der zugesetzten Reinsubstanzen durch extracelluläre Transaminasen stattgefunden hatte.

Abschließend wurde die Bedeutung von Transaminasen untersucht, die in den Plasmagrenzschichten der Wurzelzellen lokalisiert sein könnten.

Hierzu wurde in den Wurzelraum 4 Tage alter Pflanzen Asparagin, Alanin oder Glutaminsäure in einer solchen Menge gegeben, daß ihre Konzentration in der durchwurzelten Nährlösung 20 γ/10 ml betrug. Gleich alte Kulturen, in deren Wurzelraum keine Aminosäuren oder Amide gegeben worden waren, dienten als Kontrolle. Auch bei diesen Versuchsreihen wurde nach 7 weiteren Tagen die Sterilität überprüft, und es wurden Chromatogramme von 0,5 ml Nährlösung der

jeweiligen Versuchs- und Kontroll-Lösungen miteinander verglichen. Da Veränderungen des p_H-Wertes der Nährlösung möglicherweise die Abgabeintensität der Wurzelzellen beeinflussen könnten, wurde der p_H-Wert der Versuchs- und Kontroll-Lösungen der 3 Versuchsreihen am Ende eines jeden Einzelversuches mit dem Ionometer von F. und M. LAUTENSCHLÄGER (Chinhydronelektrode) überprüft.

Es ergaben sich die folgenden Werte (Mittelwerte aus je 27—30 Analysen):

Versuchsreihe 1:	Mit Glutaminsäure	p_H 4,98
	Kontrolle	p_H 5,01
Versuchsreihe 2:	Mit Asparagin	p_H 5,39
	Kontrolle	p_H 5,39
Versuchsreihe 3:	Mit Alanin	p_H 5,09
	Kontrolle	p_H 5,17

Aus dieser Aufstellung ist ersichtlich, daß sich die p_H-Werte der Versuchs- und Kontroll-Lösungen mindestens am Ende der Versuche nicht voneinander unterschieden. Es muß daher vermutet werden, daß der p_H-Wert der Lösungen die Abgabeintensität der Wurzeln in den Versuchs- und Kontroll-Lösungen nicht wesentlich unterschiedlich beeinflußt haben dürfte.

Aus einem Vergleich der Farbintensitäten der Flecken auf den einzelnen Chromatogrammen wurde die auffallende Tatsache deutlich, daß in sterilen Kulturen die Glutaminsäure und das Alanin von den Pflanzen nahezu quantitativ aufgenommen worden waren. Dies geht daraus hervor, daß die Flecken dieser Substanzen auf den Chromatogrammen der Versuchslösungen nicht farbstärker als die der Kontroll-Lösungen waren, obwohl die zugegebene Substanzmenge ganz wesentlich stärkere Flecken erwarten ließ. Lediglich im Falle des Asparagins waren auf den Chromatogrammen der Versuchslösungen bisweilen nicht nur intensiver gefärbte Flecken des Asparagins als auf den Kontroll-Chromatogrammen sichtbar, sondern auch deutlichere Flecken der Asparaginsäure. Aus den Vergleichschromatogrammen der alkoholischen Wurzelextrakte ergaben sich jedoch keine Anhaltspunkte, um zu entscheiden, ob das Asparagin in den Plasmagrenzschichten in Asparaginsäure umgebaut worden war, oder ob infolge der Asparaginzugabe eine verstärkte Abgabe der Asparaginsäure durch die Wurzeln stattgefunden hatte. Dieses Problem sollte daher in einer weiteren Versuchsreihe geklärt werden, in der beabsichtigt war, die Abgabe C^{14}-markierter Aminosäuren und Amide durch die Wurzeln, in Abhängigkeit von der Konzentration dieser Substanzen in der Nährlösung zu verfolgen. Die betreffenden Versuche scheiterten jedoch, weil einerseits der Assimilattransport von den assimilierenden Organen in die Wurzel zu gering und andererseits die angewandte Aktivität des gebotenen $C^{14}O_2$ zu schwach war.

Die mitgeteilten Versuchsergebnisse reichen jedoch aus, um feststellen zu können, daß von den Wurzeln keine transaminierenden Fermente in die Nährlösung abgegeben werden, die dort, also extracellulär, enzymatische Umänderungen einiger weniger Stoffe durchführen. Auch

diejenigen transaminierenden Enzyme, die in den Plasmagrenzschichten lokalisiert sein mögen, sind bei der Anreicherung der Aminosäuren und Amide in der Nährlösung entweder von überhaupt keiner Bedeutung, oder sie spielen sehr wahrscheinlich nur eine untergeordnete Rolle.

Somit haben die bisher mitgeteilten Versuche gezeigt, daß die Aminosäuren und Amide, die nach 7tägiger Sterilkultur wenige Tage alter Sonnenblumenpflanzen in der wäßrigen Nährlösung nachweisbar sind, in überwiegender Menge aus lebenden Zellen stammen. Der Beitrag, der von toten oder absterbenden Zellen bei der Anreicherung dieser Substanzen im Wurzelraum geliefert wird, ist hingegen außerordentlich gering und kann vernachlässigt werden, falls sorgfältig gearbeitet wurde.

2. *Lokalisierung der substanzabgebenden Zone*

Die in der früheren Arbeit (FRENZEL 1957) festgestellte Abgabe zahlreicher Aminosäuren und Amide durch die Wurzeln maximal 9—10 Tage alter Sonnenblumenpflanzen ließ es wünschenswert erscheinen, zu überprüfen, ob lediglich die Wurzeln zu diesen Substanzabgaben befähigt sind, oder ob auch andere Organe die erwähnten Stoffe abzugeben vermögen. Zur Beantwortung dieser Frage eignete sich besonders der biologische Test mit *Neurospora crassa*-Defektmutanten.

Hierzu wurden zunächst ganze, 4—5 Tage alte, Sonnenblumenpflanzen in die mit bestimmten Conidiosporensuspensionen beimpfte Knopsche Nährlösung gelegt. Obwohl somit nicht nur die Wurzeln, sondern auch das Hypokotyl und die Kotyledonen von der infizierten Nährlösung umgeben waren, wiesen doch nur die Wurzeln nach einigen Tagen Kultur ein dichtes, umspinnendes Mycel auf. Bei späteren Versuchen wurden nicht mehr die ganzen, 2—3 Tage alten Pflanzen in die beimpfte Nährlösung gelegt, sondern sie wurzelten nur noch wie üblich in der Nährlösung. Hierbei tauchten allerdings nach Ablauf einiger Tage auch noch bis maximal 8 cm lange Abschnitte des Hypokotyls in die infizierte Nährlösung! Die Pflanzen wurden in dieser Lösung 4—5 Tage entsprechend dem üblichen Verfahren kultiviert. Nach Ablauf dieser Zeit hatte sich in allen Fällen ein dichtes Mycel gebildet, das jedoch lediglich die Wurzeln umgab.

Stets stellte bei den etwa 7 Tage alten Pflanzen der Wurzelhals die scharfe Grenze zwischen der vom Mycel umsponnenen Wurzel und dem mycelfreien Hypokotyl dar, und zwar unabhängig davon, ob die Asparagine-less-, Valine-less-, Leucine-less- oder die Threonine-less-Mutante in die Nährlösung geimpft worden war (Abb. 1—3). Lediglich in ganz seltenen Fällen (4 von 88 Versuchen zu je 6—7 Pflanzen), und zwar nur bei der Valine-less-Mutante, umhüllten dünne Mycelschleier auch das in die infizierte Nährlösung tauchende Hypokotyl. Wahrscheinlich handelte es sich hierbei um Mycelfetzen, die sich in der Nährlösung entwickelt hatten oder die durch den ständigen Blasenstrom der durch die Nährlösung perlenden Luft von den Mycelmänteln der Wurzeln abgerissen worden waren und die einen neuen Halt am Hypokotyl gefunden hatten. Es ist allerdings die Möglichkeit nicht ganz ausgeschlossen,

daß dieses sehr schwache und außerordentlich seltene Wachstum der das Hypokotyl umgebenden Hyphen auf eine verschwindend geringe Abgabe des Valins durch dieses Organ zurückzuführen ist.

Die erwähnten Befunde, daß im allgemeinen der Wurzelhals scharf die obere Grenze des Pilzwachstums darstellt, können lediglich an 7 bis 9 Tage alten Sonnenblumenpflanzen beobachtet werden. An Wurzeln älterer Pflanzen (bis maximal 14 Tage), deren Wurzelraum erst nach 9 Tagen mit *Neurospora crassa*-Defektmutanten infiziert worden war (40 Versuche zu je 6—8 Pflanzen; Asparagine-less- bzw. Valine-less-Mutante), trugen im wesentlichen nur die jungen, weißen Wurzeln zweiter und höherer Ordnung sowie die jüngsten Abschnitte der Hauptwurzeln dichte Hyphenhüllen, wohingegen die älteren, braunen Wurzelteile kein sie umgebendes Mycel aufwiesen oder nur von einem sehr lockeren Hyphengespinst umgeben waren.

Die erwähnten Versuche zeigten, daß nicht nur lediglich den Wurzeln 7—14 Tage alter Sonnenblumenpflanzen, die steril in einer flüssigen Nährlösung gezogen worden waren, die Fähigkeit zukommt, in nennenswertem Maße Aminosäuren und Amide an die Nährlösung abzugeben, sondern daß diese Abgabe außerdem im wesentlichen nur auf die jüngsten, maximal 7—10 Tage alten Abschnitte der Wurzeln beschränkt ist. Auf die Ursachen dieser eigenartigen Erscheinung wird später (S. 195) zurückzukommen sein.

Aus dieser jüngsten Zone eines jeden Wurzelsystems der Sonnenblume werden die in Tabelle 2 aufgeführten Aminsoäuren und Amide an die Nährlösung abgegeben. Diese Abgabe ist aber für alle Substanzen nicht überall gleich stark. In einer früheren Arbeit (Frenzel 1957) wurde bereits die Abgabe dieser Stoffe aus der Streckungszone einschließlich des Meristems sowie aus der Wurzelhaarzone papierchromatographisch untersucht (Tabelle 2, Spalten 1 und 3).

In dieser Tabelle sind die Ergebnisse von 16 Einzelversuchen, die aus je 5 Pflanzen bestanden, zusammengefaßt. Sie zeigen, daß Asparagin, Threonin und die bisher noch unbekannte Substanz b bevorzugt von der Streckungszone einschließlich des Meristems abgegeben werden, wohingegen Glutaminsäure, Valin, Leucin/Isoleucin und Phenylalanin besonders aus der Wurzelhaarzone entweichen.

Um die Richtigkeit dieser auf papierchromatographischem Wege ermittelten Befunde zu überprüfen, wurden Versuche angestellt, bei denen die Wachstumsintensität der 4 *Neurospora crassa*-Mutanten als Hinweis auf den Ort der Substanzabgabe durch die Wurzeln dienen sollte. Hierbei stellte sich schnell heraus, daß zur Klärung des aufgeworfenen Problems lediglich der Beginn der Hyphenbildung verwandt werden kann, denn nur in diesem Falle lassen sich Unterschiede in der Geschwindigkeit des Auskeimens der Conidiosporen und der Wachstumsintensität der Hyphen erkennen. Später sind die Wurzeln hingegen von einem derart dichten Mycel umsponnen, daß sich lokale Unterschiede in der Abgabeintensität einzelner Gewebeteile nicht mehr bemerkbar machen.

Zahlreiche Beobachtungen ergaben, daß die Conidiosporen der Leucine-less- und der Valine-less-Mutante tatsächlich, wie aus den eben mitgeteilten papierchromatographischen Befunden zu erwarten war, besonders schnell in der (jungen) Wurzelhaarregion auskeimen, und Hyphen der Leucine-less-Mutante sind sogar, wie bereits erwähnt wurde, nie an der Calyptra beobachtet worden (Abb. 4), obwohl die Wurzelspitze Leucin enthält (papierchromatographischer Nachweis in wäßrigen und alkoholischen Wurzelextrakten). Andererseits bildet sich das erste Mycel der Asparagine-less- und Threonine-less-Mutante im Bereich der Wurzelspitze, des jüngsten Teiles der Streckungszone und der beginnenden Wurzelhaarzone (Abb. 5), wohingegen ältere Wurzelteile zu diesem Zeitpunkt noch keine Umhüllung durch Hyphen aufweisen. Die weitere Entstehung des geschlossenen, die Wurzel umhüllenden Mycels verläuft so schnell (innerhalb von 1—2 Tagen) und der Wurzelhals markiert so scharf die obere Grenze des Pilzwachstums, daß angenommen werden muß, daß auch in den übrigen Zonen der Wurzel eine Abgabe der bestimmten Substanzen stattfindet, wenn sie auch nicht so hohe Ausmaße erreicht wie im Falle des Asparagins und des Threonins in der Wurzelspitze oder wie im Falle des Leucins und des Valins in der jungen Wurzelhaarzone.

Aus diesen Versuchen, wie auch aus den früheren papierchromatographischen Untersuchungen über die Abgabe einzelner Aminosäuren und Amide aus bestimmten Wurzelzonen wird somit deutlich, daß nicht alle jungen Bereiche der Sonnenblumenwurzel zu einer gleichmäßig starken Abgabe aller Substanzen befähigt sind, sondern daß einzelne Substanzen in der Wurzelhaarzone bevorzugt abgegeben werden (Glutaminsäure, Valin, Leucin, Phenylalanin), andere entweichen in besonders hohem Maße der Wurzelspitze (Asparagin, Threonin, Substanz b) und noch andere werden überall gleichmäßig stark abgegeben (Asparaginsäure, Glutamin, Substanz a).

3. Beobachtungen zur Physiologie der Abgabe

Von großer Bedeutung für eine Klärung der Ursachen, die die Abgabe der Aminosäuren und Amide aus den Wurzeln der Sonnenblumenpflanzen bedingen, ist die Kenntnis des absoluten und relativen Mengenverhältnisses der abgegebenen Substanzen zu demjenigen der in der Wurzel in freier Form vorhandenen Stoffe. Oben wurde bereits dargelegt (S. 173ff.), daß es nicht gelungen ist, ein Verfahren zur quantitativen Analyse der abgegebenen Substanzen für die vorliegenden Untersuchungen zu entwickeln. Daher kommt den relativen Mengenverhältnissen, wie sie sich in der Farbintensität der Substanzflecken auf den Papierchromatogrammen der alkoholischen Wurzelextrakte und der von den Wurzeln abgetropften Nährlösung widerspiegeln, eine ganz besonders große Bedeutung zu. Denn ein Vergleich der relativen Farbintensität der einzelnen Flecken auf den Chromatogrammen der Wurzelextrakte mit denen der von den Wurzeln abgetropften Nährlösung gestattet es, Aussagen über die verstärkte oder gehemmte Abgabe einzelner Substanzen zu machen.

Im Anschluß an die eben mitgeteilten Untersuchungen über die Intensität der Abgabe der einzelnen Stoffe aus der Wurzelhaarzone

einerseits sowie der Streckungszone einschließlich des Meristems andererseits, ist die Frage zu klären, ob die unterschiedliche Abgabeintensität als ein Ergebnis der Diffusion ihre Ursache in entsprechenden Konzentrationen der betreffenden Stoffe in den einzelnen Wurzelzonen hat, oder ob andere, regulierende Vorgänge in die Abgabe dieser Substanzen eingreifen. Zu diesem Zweck wurden bereits früher (FRENZEL 1957) die Chromatogramme der alkoholischen Extrakte der Streckungszone einschließlich des Meristems einerseits und der Wurzelhaarzone andererseits mit denen der von den beiden Wurzelzonen abtropfenden bzw. der von ihnen abgesaugten Nährlösung verglichen (Tabelle 2).

Tabelle 2. *Mittlere Farbintensität der Aminosäuren- und Amidflecken auf Papierchromatogrammen der von den Wurzeln abgetropften bzw. abgesaugten Nährlösung, sowie der alkoholischen Wurzelextrakte*

7,0 = stärkste Färbung; 0,0 = keine Fleckbildung. (Nach Tabelle 4 bei FRENZEL 1957, verändert)[1]

Substanz	Streckungszone und Meristem		Wurzelhaarzone	
	Nährlösung	alkoholischer Extrakt	Nährlösung	alkoholischer Extrakt
	1	2	3	4
Nicht identifiziert b	1,4	5,5	0,4	1,3
Nicht identifiziert a	6,8	5,8	7,0	7,0
Phenylalanin	0,4	4,7	3,1	4,0
Leucin/Isoleucin	1,2	6,1	6,4	6,1
Valin	1,2	6,3	6,2	6,1
Glutamin	7,0	7,0	7,0	7,0
Threonin	1,8	4,8	0,2	3,3
Asparagin	5,4	5,8	3,3	5,3
Glutaminsäure	3,6	6,4	5,1	6,2
Asparaginsäure	4,0	4,4	4,0	5,3

[1] Werte der Tabelle 4 bei FRENZEL (1957), umgerechnet auf stärkste Färbung = 7,0.

Wie bereits erwähnt wurde, werden Asparagin, Threonin und die Substanz b bevorzugt vom Meristem einschließlich der Streckungszone abgegeben. Aus Tabelle 2 wird deutlich, daß dieser Tatsache verschiedene Ursachen zugrunde liegen: Die Substanz b weist zwar auf den Chromatogrammen der von der Wurzelspitze gewonnenen Nährlösung eine 3,5mal stärkere relative Fleckfärbungsintensität auf als auf den Chromatogrammen der von der Wurzelhaarzone gewonnenen Nährlösung. Da jedoch dasselbe Verhältnis zwischen den relativen Färbungsintensitäten des Fleckes dieser Substanz auf den alkoholischen Extrakten der beiden Wurzelzonen besteht, ist die verstärkte Abgabe dieser Substanz zunächst auf eine höhere Konzentration innerhalb der Wurzelspitze als in der Streckungszone zurückzuführen. Die Flecken des Asparagins weisen hingegen auf den Chromatogrammen der alkoholischen Extrakte der beiden Wurzelzonen dieselbe relative Färbungsintensität auf. Trotzdem

ist der Fleck des Asparagins auf den Chromatogrammen der von der Wurzelspitze gewonnenen Nährlösung relativ wesentlich farbstärker als auf denen der von der Wurzelhaarzone abgetropften Nährlösung. Diese Tatsache läßt erkennen, daß das Asparagin von der Wurzelspitze stärker abgegeben wird als der Menge dieser Substanz in der Wurzelspitze entspricht. Dasselbe trifft für das Threonin zu, dessen relative Farbintensität auf den Chromatogrammen der von der Wurzelspitze abgesogenen Nährlösung 9mal stärker ist als diejenige der Chromatogramme, die von der von der Wurzelhaarzone abgetropften Nährlösung hergestellt worden sind, wohingegen die relative Farbintensität der Flecken dieser Substanz auf den Chromatogrammen der alkoholischen Wurzelextrakte nur 0,5mal stärker als diejenige der Wurzelhaarzone ist.

Von der Wurzelhaarzone werden, wie ebenfalls oben dargelegt wurde, besonders Phenylalanin, Leucin, Valin und Glutaminsäure abgegeben. Auch für diese Substanzen trifft das Entsprechende zu wie für Asparagin und Threonin. In allen Fällen ist die relative Farbintensität der Flecken der vier besonders von der Wurzelhaarzone gelieferten Substanzen auf den Chromatogrammen der alkoholischen Extrakte der Wurzelspitze und der Wurzelhaarzone ungefähr gleich. Trotzdem sind diese Stoffe in der von der Wurzelhaarzone abtropfenden Nährlösung relativ wesentlich stärker vertreten als in der von der Wurzelspitze gewonnenen Nährlösung. Dieser Befund weist wiederum auf eine erleichterte Abgabe dieser Substanzen durch die Zellen, in diesem Falle durch die der Wurzelhaarzone, hin.

Die bisher mitgeteilten Befunde über die geförderte Abgabe einzelner Substanzen aus den Zellen einer der beiden Wurzelzonen beziehen sich lediglich auf einen Vergleich der Abgabeintensität der Zellen dieser beiden Zonen miteinander und besagen nicht, daß die Substanzen, die von einer der beiden Zonen bevorzugt abgegeben werden, entsprechend dem relativen Mengenverhältnis, das zwischen den einzelnen Substanzen in den Wurzelzellen der betreffenden Zone herrscht, in die Nährlösung übertreten. Tabelle 2 zeigt im Gegenteil, daß von der Wurzelspitze lediglich Asparaginsäure, Asparagin, Glutamin und die Substanz a in demselben relativen Mengenverhältnis abgegeben werden, wie sie in freier Form in den Wurzelzellen vorliegen. Die übrigen Substanzen, so auch das im Vergleich zur Wurzelhaarzone bevorzugt abgegebene Threonin und die Substanz b werden von den Oberflächenzellen der Wurzelspitze wesentlich schwächer abgegeben als dem relativen Mengenverhältnis dieser Substanzen in der Wurzel entspricht[1]. Es ist hierbei auffällig, daß sich diese Hemmung in der Abgabe besonders auf die neutralen Aminoverbindungen Phenylalanin, Leucin/Isoleucin, Valin und

[1] Über die Bedeutung der Möglichkeit, daß die im wäßrigen oder alkoholischen Wurzelextrakt enthaltenen Aminosäuren und Amide in den lebenden Wurzelzellen tatsächlich nicht „frei" vorkommen, vgl. S. 199.

Threonin erstreckt. Da sich die Hemmung der Abgabe jedoch auch bei der Glutaminsäure bemerkbar macht, kann diese Behinderung nicht nur ein Ladungseffekt der Plasmagrenzschichten sein. Das wird ganz besonders deutlich bei einer Untersuchung der Abgabe durch die Oberflächenzellen der Wurzelhaarzone. In dieser Zone werden die Substanz a, Phenylalanin, Leucin/Isoleucin, Valin, Glutamin und Glutaminsäure ungefähr in dem Maße abgegeben, wie dem relativen Mengenverhältnis dieser Stoffe in den Zellen dieser Zone entspricht. Eine Hemmung der Abgabe macht sich jedoch bei einer basischen (Asparagin), bei einer neutralen (Threonin) und bei einer sauren Aminoverbindung (Asparaginsäure) bemerkbar.

Die erwähnten Beobachtungen legen mit aller Deutlichkeit dar, daß sich zwar verschiedentlich eine Abhängigkeit der Abgabeintensität von der Konzentration der betreffenden Stoffe in den Wurzelzellen bemerkbar macht, d. h. ein Vorgang, der als Diffusion gedeutet werden kann. Andererseits zeigen die erläuterten Beispiele, daß die Abgabe der Stoffe innerhalb der einzelnen Zonen auch durch die Pflanze gesteuert werden kann.

Weitere Hinweise auf die möglichen Ursachen der Substanzabgabe können durch eine Analyse der Beziehungen gewonnen werden, die bei veränderten Umweltverhältnissen zwischen den relativen Mengenverhältnissen der an die Nährlösung abgegebenen Aminosäuren und Amide und den gleichzeitig in den Wurzeln in „freier" Form vorliegenden Substanzen bestehen (Tabelle 3).

Tabelle 3. *Mittlere Farbintensität der Flecken auf Chromatogrammen der von der Wurzel abgetropften Nährlösung und der alkoholischen Wurzelextrakte nach 7tägiger Kultur der Versuchspflanzen bei unterschiedlichen Kulturbedingungen.*

7,0 = stärkste Färbung; 0,0 = keine Fleckenbildung. (Vgl. Tabelle 2 und 3 bei Frenzel 1957)

Substanz	Kulturen belichtet und belüftet		Kulturen belichtet, unbelüftet		Kulturen dunkel, belüftet	
	Lösung[1]	Extrakt	Lösung[1]	Extrakt	Lösung[1]	Extrakt
Nicht identifiziert e	0,0	0,0	2,6	0,0	0,0	0,0
Nicht identifiziert d	0,0	0,0	2,6	0,0	0,0	0,0
Nicht identifiziert c	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3,0
Nicht identifiziert b	0,6	2,6	0,0	3,2	4,0	3,0
Nicht identifiziert a	5,6	7,0	7,0	7,0	6,5	7,0
Phenylalanin	0,0	2,0	0,7	2,8	2,3	3,0
Leucin/Isoleucin	4,3	5,2	6,1	5,2	5,1	5,7
Valin	4,5	5,9	6,2	4,7	5,1	5,7
Alanin	1,4	0,0	0,5	0,7	1,6	0,0
Glutamin	6,4	7,0	7,0	7,0	7,0	7,0
Threonin	0,0	3,4	0,0	3,0	0,0	4,0
Asparagin	4,9	5,3	5,3	5,0	6,3	6,3
Glutaminsäure	7,0	6,0	6,3	6,0	4,9	5,7
Asparaginsäure	4,5	5,3	4,0	4,3	3,7	5,5

[1] Werte der Tabelle 3 bei Frenzel (1957) umgerechnet auf stärkste mittlere Färbung = 7,0.

Aus dieser Tabelle wird deutlich, daß die Intensität, mit der die Substanzen von der ganzen Wurzel abgegeben werden, von den Umweltverhältnissen abhängig ist.

Bei einer 7tägigen Kultur reichern sich zwar unabhängig von den Kulturbedingungen Glutaminsäure, Asparagin, Glutamin und möglicherweise auch Asparaginsäure in einem relativen Mengenverhältnis in der Nährlösung an, das dem mittleren relativen Mengenverhältnis dieser Substanzen in der gesamten Wurzel entspricht. Die Abgabe des Threonins ist hingegen stets sehr stark gehemmt. Diese Beobachtung findet ihre Bestätigung in dem außerordentlich geringen Wachstum der Threonine-less-Mutante von *Neurospora crassa* auf den Sonnenblumenwurzeln, im Gegensatz zu dem üppigen Wachstum der Asparagine-less-, Valine-less- und Leucine-less-Mutante. Phenylalanin und die Substanz b werden bei Belichtung und Belüftung bzw. bei Belichtung, aber fehlender Belüftung der Kulturen deutlich gehemmt abgegeben. Bei Dunkelheit (7tägiges Dauerdunkel) entweichen sie jedoch den Wurzelzellen nach Maßgabe der Konzentration dieser Stoffe in der Wurzel. Alanin wird hingegen bei optimalen Kulturbedingungen bzw. bei Belüftung und Dauerdunkel in einem relativ höheren Mengenverhältnis an die Außenlösung abgegeben als dem relativen Mengenverhältnis innerhalb der Wurzel entspricht. Aus Tabelle 3 ist weiterhin eine Hemmung der Abgabe der Substanz a unter optimalen Verhältnissen und eine starke Hemmung der Abgabe der Substanz c bei 7 Tage lang im Dunkeln gezogenen Kulturen zu entnehmen. Wieweit die Substanzen e und d tatsächlich von der lebenden Wurzel geliefert wurden, müßte noch geprüft werden, da es nie gelang, diese Substanzen in den alkoholischen oder wäßrigen Wurzelextrakten zu entdecken.

Mit Ausnahme des Alanins werden die bisher genannten Stoffe bei veränderten Umweltverhältnissen entweder entsprechend den in der Wurzel vorliegenden Mengenverhältnissen oder wesentlich weniger abgegeben. Leucin/Isoleucin und Valin entweichen jedoch bei fehlender Belüftung den Wurzeln in relativ stärkerem Maße, als dem Mengenverhältnis der freien Aminosäuren in der Wurzel entspricht.

Diese beiden Stoffe werden, wie S. 185 dargelegt wurde, im wesentlichen von der Wurzelhaarzone abgegeben. Bei fehlender Belüftung ist diese Zone besonders stark entwickelt (vgl. Tabelle 5 bei FRENZEL 1957). Trotzdem kann die verstärkte Abgabe des Leucins/Isoleucins und des Valins bei fehlender Belüftung der Kulturen nicht auf die bessere Ausbildung der Wurzelhaarzone zurückgeführt werden. Denn einerseits entweichen diese Stoffe in dem genannten Falle in stärkerem Maße als dem relativen Mengenverhältnis innerhalb der Wurzel entspricht, und außerdem ist die Abgabe der ebenfalls unter optimalen Kulturbedingungen besonders leicht aus der Wurzelhaarzone entweichenden Substanzen Phenylalanin und Glutaminsäure keineswegs durch die bei diesen Kulturbedingungen stärkere Ausbildung der Wurzelhaarzone gefördert, sondern sie entspricht im Falle der Glutaminsäure ungefähr den in der Wurzel herrschenden Mengenverhältnissen freier Aminosäuren oder sie wird diesen gegenüber sogar deutlich gehemmt (Phenylalanin).

Die erwähnten Unterschiede in der Abgabe, die bei verschiedenen Kulturbedingungen gegenüber den gleichzeitig in den Wurzeln vorliegenden Mengenverhältnissen der einzelnen Aminosäuren und Amide zu beobachten sind, weisen darauf hin, daß die Abgabe nicht allein durch Diffusionsvorgänge zu erklären ist, sondern daß die Pflanze die Fähigkeit besitzt, in diesen Abgabevorgang einzugreifen, denn die Behinderungen oder Förderungen der Abgabe können nicht durch Veränderungen des p_H-Wertes der Nährlösung erklärt werden, da sich der p_H-Wert der Lösung

nach 7tägiger Kultur unter optimalen Verhältnissen (p_H 4,62, Schwankungsbreite von p_H 4,44 bis p_H 5,12) nicht von dem der Lösung bei fehlender Belüftung aber 16 Std-Langtagbeleuchtung (p_H 4,55, Schwankungsbreite von p_H 4,23 bis p_H 4,70) unterschied. Bei fehlender Belichtung, aber ausreichender Belüftung hatte sich allerdings der p_H-Wert etwas zur alkalischen Seite verschoben (p_H 5,09, Schwankungsbreite von p_H 4,30 bis p_H 5,50). Trotzdem waren in diesem Falle auch bei einzelnen Versuchen, in denen die Nährlösungen etwas saurer reagierten, dieselben Erscheinungen zu beobachten wie bei alkalischeren Nährlösungen.

Schließlich muß beachtet werden, daß sich die bisher erläuterten umweltabhängigen Unterschiede in der Abgabenintensität ganzer Wurzeln aus den durchaus voneinander verschiedenen Abgabeintensitäten der Oberflächenzellen der einzelnen Wurzelzonen zusammensetzen. In welchem Maße sich die Abgabe der Substanzen aus den einzelnen Wurzelzonen in Abhängigkeit von den Kulturbedingungen ändert, konnte bisher noch nicht festgestellt werden.

Falls die Abgabe der Aminosäuren und Amide im wesentlichen durch die Diffusion („simple diffusion" und „facilitated diffusion", DANIELLI 1954) beherrscht sein sollte, dann müßte nach Erreichen des Gleichgewichtszustandes zwischen der Konzentration der freien Substanzen in der Nährlösung und in den Wurzelzellen jede weitere Veränderung des relativen Mengenverhältnisses der einzelnen Substanzen zueinander unmöglich sein. Selbst nach 7 Tage währender Kultur der Sonnenblumen auf der wäßrigen Nährlösung ist die Konzentration der freien Aminosäuren und Amide in der Wurzel (wäßrige bzw. alkoholische Wurzelextrakte) noch um ein Vielfaches höher als in der Nährlösung.

Die gesamte 9 Tage alte Wurzel enthält, wie S. 176 erwähnt wurde, ungefähr genausoviel freie Aminosäuren und Amide, wie sich innerhalb von 7 Tagen in der Nährlösung angereichert hatten. Von je 5 Wurzeln der in einem Kulturgefäß wachsenden Pflanzen wurden in der Regel 2—3 ml wäßrigen oder alkoholischen Extraktes gewonnen. Demgegenüber enthielt jedes Kulturgefäß am Ende eines jeden Versuches ungefähr 150—200 ml Nährlösung. Hieraus folgt, daß die Konzentration der freien Aminosäuren und Amide in den Wurzelextrakten ungefähr 50—100 ml höher als in der Nährlösung war.

Trotzdem wurden Reinsubstanzen (Glutaminsäure, Alanin und bisweilen auch Asparagin), die in der sehr geringen Konzentration von 1 γ/0,5 ml Nährlösung zu Beginn eines jeden Versuches in den Wurzelraum 2—3 Tage alter Pflanzen gegeben worden waren, innerhalb von 7 Tagen nahezu vollständig von den Wurzeln aufgenommen, und zwar so weit, bis die Farbintensität des Fleckes der betreffenden Substanz auf den Chromatogrammen der Nährlösung nicht mehr von derjenigen der Chromatogramme der bewurzelten Nährlösungen abwich, in die keine Reinsubstanzen gegeben worden waren. Die Chromatogramme der Extrakte der mit den Reinsubstanzen gefütterten Wurzeln ließen keine besondere Anreicherung der aufgenommenen Aminosäuren oder Amide erkennen. Diese Substanzen waren also anscheinend in den Stoffwechsel unmittelbar aufgenommen worden.

Die erwähnten Beobachtungen weisen darauf hin, daß während der Abgabe der meisten Aminosäuren und Amide einige dieser Stoffe gleichzeitig aufgenommen werden können, wenn sie in einer gewissen höheren Konzentration vorliegen als unter den gegebenen Verhältnissen üblich ist. Somit scheinen abgebende und aufnehmende Vorgänge nebeneinander zu verlaufen, und die am Ende einer 7tägigen Kulturperiode in der Nährlösung vorhandene Menge der einzelnen Substanzen entspricht ungefähr einem dynamischen Gleichgewichtszustand (vgl. die Erscheinung der „threshold substances" in der Niere; WILBRANDT 1954). Andererseits zeigen diese Versuche, daß die sehr geringe Konzentration der Aminosäuren und Amide in der Nährlösung am Ende eines jeden 7tägigen Versuches nicht durch eine behinderte Diffusion vollends erklärt werden kann. Denn, wäre eine Behinderung der Diffusion für das relativ langsame Entweichen der Substanzen in die Nährlösung verantwortlich, dann müßten die in die Nährlösung gegebenen Reinsubstanzen bei Sterilkultur in der Nährlösung erhalten bleiben, da ihre Konzentration noch weit unter derjenigen gelegen ist, die in den Wurzelzellen zu herrschen scheint. Diese Substanzen könnten also auf keinen Fall von der Pflanze aufgenommen werden. Da das aber gerade der Fall ist, scheint der Stoffwechsel der Pflanzen wirkungsvoll in den Abgabevorgang eingreifen zu können (S. 199).

Auf diese Abhängigkeit der Abgabe vom physiologischen Zustand der gesamten Pflanze weisen schließlich auch Versuche mit insterilen Kulturen. Werden die Kotyledonen oder die Folgeblätter einiger Pflanzen eines Kulturgefäßes im Gegensatz zu den übrigen Pflanzen desselben Gefäßes verletzt und mit Schimmelpilzen infiziert, dann ist der Befall der Wurzeln dieser infizierten Pflanzen durch *Neurospora crassa*-Mutanten, die in den Wurzelraum geimpft worden waren, wesentlich stärker, als der der nicht infizierten Pflanzen desselben Kulturgefäßes. Diese Beobachtung deutet auf eine verstärkte Aminosäuren- und Amidabgabe durch die Wurzeln der infizierten Pflanzen hin.

Die Ursachen hierfür könnten zunächst in einer Erhöhung der Permeabilität der Zellmembranen infolge toxischer Stoffe der infizierenden Pilze gesucht werden (vgl. die Erscheinung des „toxigenen Welkens", GÄUMANN 1948; LINSKENS 1955). Durch Zufall gelang es, einige Beobachtungen zu demselben Problem zu sammeln, die auf andere Zusammenhänge aufmerksam machen. Bei einer Untersuchung des Transportes C^{14}-markierter Assimilate in 3—7 Tage alten Sonnenblumenpflanzen stellte sich heraus, daß Pflanzen, deren Wurzelraum mit Pilzen oder Bakterien infiziert ist, einen wesentlich stärkeren Assimilattransport von den Blättern in die Wurzeln aufweisen als Pflanzen, die absolut steril kultiviert wurden. Es wurde bereits erwähnt, daß aus methodischen Gründen mit dem angewandten Verfahren bei absolut steril kultivierten Pflanzen ein nennenswerter Assimilattransport aus den Blättern in die Wurzeln nicht nachweisbar war. Bei Pflanzen, deren Wurzelraum infiziert war, waren jedoch in der Wurzel ungefähr 13—15% der in den Blättern gleichzeitig meßbaren Radioaktivität vorhanden. Ähnliche Ergebnisse

wurden bereits früher von MELIN und NILSSON (1957) am Beispiel der *Pinus*-Mykorrhiza erzielt. Diese Befunde zeigen, daß zwar eine Erhöhung der Permeabilität infolge toxischer Stoffe, die von den infizierenden Mikroorganismen abgegeben werden könnten, möglich ist, daß aber die Infektion auch unmittelbar einen wesentlich stärkeren Assimilattransport aus den Blättern in die Wurzeln und somit allgemein eine empfindliche Beeinträchtigung des Stoffwechsels der gesamten Pflanze verursacht.

Diese Veränderung des Stoffwechsels, das erhöhte Assimilatangebot und die (möglicherweise) erhöhte Permeabilität verstärken die von den Wurzeln an die Nährlösung abgegebene Substanzmenge.

Vermutlich ist hierin auch die Ursache für die auf S. 177 erwähnte, die Abgabe der Wurzeln stimulierende Wirkung der in den Wurzelraum geimpften *Neurospora crassa*-Mutanten zu erblicken, wobei jedoch die Beimpfung des Wurzelraumes der Sonnenblumenpflanzen mit *Neurospora crassa*-Mutanten nicht wie im Falle des Lycomarasmins und der Fusarinsäure zu einem Zusammenbruch der Semipermeabilität (LINSKENS 1955) führt; denn die mit dem biologischen Testverfahren gewonnenen Ergebnisse decken sich vollständig mit den papierchromatographischen Befunden (s. oben), und die verwandten Pilzstämme vermögen keine Aminosäuren- und Amidabgaben aus den lebenden Epidermiszellen des Sprosses zu induzieren.

D. Diskussion

Die vorstehenden Ausführungen zeigten, daß die Wurzeln wenige Tage alter Sonnenblumenpflanzen mehrere Aminosäuren und Amide an die Nährlösung abzugeben vermögen. Diese Abgabe findet, wie mehrfach begründet, im wesentlichen aus lebenden Zellen statt. Sie ist also weder die Folge eines Entleerens toter oder absterbender Zellen noch einer Neubildung von Substanzen durch extracelluläre oder in den Plasmagrenzschichten lokalisierte Fermente, sondern ein Vorgang, der in lebenden Zellen seinen Ursprung hat und der durch diese gesteuert wird.

Um die Bedeutung und Besonderheiten dieses Prozesses beurteilen zu können, sei zunächst eine Übersicht über die bisher bekannte Abgabe organischer Substanzen aus den verschiedenen Organen der höheren Pflanze, allerdings unter Ausschluß der Drüsen und der Blütenregion, gegeben, und zwar auch nur so weit, als diese Stoffe nach außen abgegeben werden (Tabelle 4). In dieser Aufstellung sind sowohl die mit Sterilkulturen gewonnenen Ergebnisse, als auch die an unsterilen Kulturen erzielten Resultate verarbeitet, so weit sie wahrscheinlich machen, daß die betreffenden Stoffe tatsächlich aus den erwähnten unbeschädigten Organen abgegeben werden. In Tabelle 4 sind jedoch nicht diejenigen Versuche berücksichtigt, bei denen die Abgabe der organischen Substanzen nach Zugabe von Zellgiften, scharfem Welken der Pflanzen bzw. bei Untersuchungen über die Osmose und Exosmose gewisser Stoffe an Gewebsschnitten verfolgt wurde.

Wieweit diese Tabelle den tatsächlich unter natürlichen Verhältnissen herrschenden Gegebenheiten entspricht, bleibe dahingestellt. Sicherlich werden bei fortschreitender Verfeinerung der Analysenmethoden noch manche andere organischen Substanzen als aus Sproßachsen oder Blättern (außerhalb der Drüsen) abgegeben erkannt werden. Andererseits erscheint es wahrscheinlich, daß einige derjenigen Substanzen, die nach Tabelle 4 aus den Wurzeln entweichen, nur infolge von Verwundungen oder außerordentlich ungünstigen Kulturbedingungen in das Substrat übertraten.

Tabelle 4. *Übersicht der aus verschiedenen Organen der höheren Pflanze nach außen abgegebenen organischen Verbindungen (ohne Drüsen). Sterilkulturen und nichtsterile Kulturen*

Die eingeklammerten Ziffern hinter den Substanzbezeichnungen verweisen auf die Nummern im Quellenverzeichnis derselben Tabelle

Abgegebene Substanzen	Quellennachweis
Wurzel:	
Adenin (12)[1]; Adenosin-Monophosphorsäure (22)[1]; Alanin (10, 11, 18[1], 21[2], 24, 25, 29, 33, 36); Alkaloide (27[5]); Ameisensäure (6, 14, 35[4]); γ-Aminobuttersäure (10, 11 ?, 21[2], 24, 25, 33); Amylase (20); Arginin (12[1]); Asparagin (1[2], 10, 11, 18[1], 21[2], 24, 25, 33); Asparaginsäure (1, 10, 11, 18[1], 21[2], 24, 25, 29[3], 33, 36); Atmungshemmender Stoff (37); Acetaldehyd (35[4]); Aceton (35[4]); Bernsteinsäure (3); Biotin (38); Brenztraubensäure (13); Cumarine (27[5]); Cystin (1[2], 29); Cytidin (12[1]); Desoxyribonuclease (7[6]); Essigsäure (35[4], 31); Flavone (22[1]); Fluorescierende Stoffe (34); Fructose (24, 25); Glucose (24, 25); Glutamin (10, 11, 18[1], 24, 25, 33); Glutaminsäure (1[2], 10, 11, 18[1], 21[2], 24, 25, 33); Glycerophosphatase (32[2]); Glycin (29[3], 33, 10); Guanin (12[1]); Homoserin (33); Invertase (20, 32[2]); neutrale Ketone (13); Kohlenhydrate (23); Leucin/Isoleucin (10, 11, 18[1], 21[2], 24, 33); Lipoide (16); Lysin (1[2], 12[1], 33); Methionin (1[2], 12[1]); Methionin/Valin (33); α-Methoxyphenylessigsäure (30); Nicotin (28[7]); Nucleinsäure (17); Oxalsäure (6, 35[4]); Oxydase (23); Peroxydase (23); Phenylalanin (11, 33); Phosphatide (15, 26); Prolin (10); Saccharose (19); Scopoletin (8, 9, 24, 25); drei Scopoletinderivate (8); Serin (10, 11 ?, 18[1], 21[2], 24, 25, 33); organische lösliche Stickstoffverbindungen (23); organische unlösliche Stickstoffverbindungen (23); Thiamin (38); Threonin (11, 33); trans-Zimtsäure (2); Tryptophan (1[2], 21[2], 33); Tyrosin (1[2], 33); Uridin (12[1]); Valin (10, 11, 18[1], 21[2], 24, 25); unbekannter Wuchsstoff (5); d-Xyloketose (4); Zimtsäure (3); Citronensäure (31); reduzierende Zucker (19, 32[2])	1 ANDAL, BHUVANESWARI und SUBBA-RAO (1956); 2 BONNER (1950); 3 BONNER und GALSTON (1944); 4 BROWN, JOHNSON, ROBINSON und TODD (1949); 5 CHABROLIN (1938); 6 CZAPEK (1896); 7 DAS, GHOSH, KAUFMANN und KERSH (1955); 8 EBERHARDT (1955); 9 EBERHARDT und MARTIN (1957); 10 FRANK (1954); 11 FRENZEL (1957); 12 FRIES und FORSMAN (1951); 13 FUSS (1956/57); 14 GOEBEL (1891); 15 GRAFE, FRONKA, GRAFE, MÜLLER (1934); 16 HANSTEEN-CRANNER (1919); 17 HEVESY (1949); 18 KANDLER (1951); 19 KNUDSON (1920); 20 KRASIL'NIKOV (1952); 21 LINSKENS und KNAPP (1955); 22 LUNDEGÅRDH und STENLID (1944); 23 LYON und WILSON (1921); 24 MARTIN (1956); 25 MARTIN (1957); 26 MELIN (1924); 27 MOTHES (1956); 28 MOTHES und ENGELBRECHT (1956); 29 PARKINSON (1955); 30 PRESTON, MITCHELL und PEEVE (1954); 31 PRIANISCHNIKOW (1904); 32 RATNER und SAMOJLOVA (1955); 33 ROVIRA (1956); 34 SCHMIDT (1953); 35 STOKLASA und ERNEST (1909); 36 VIRTANEN (1949); 37 WANNER und SCHMUCKI (1950); 38 WEST (1939)
Sproßachsen:	
Keine Aminosäure und Amide	KANDLER (1951)
Kein Asparagin, Valin, Leucin, Threonin.	FRENZEL
Blätter:	
Kein Asparagin, Valin, Leucin, Threonin	FRENZEL
Glycin, Alanin, Serin, Glutaminsäure, Prolin, Tyrosin, Leucin[8]. Kein Zucker. Wachs	LINSKENS (1955); HÄRTEL und PAPESCH (1955); MUELLER, CARR und LOOMIS (1954); CHIBNALL, PIPER, POLLARD, WILLIAMS, SAHAI (1934)
Alkaloide	MOTHES (1938)

Tabelle 4 (Fortsetzung)

Abgegebene Substanzen	Quellennachweis
Unbekannte organische Substanzen, Phosphatide	ENGEL (1939); ARENS (1934); LAUSBERG (1935); TAMM (1951)
Asparagin[9]	ARISZ (1943)
Glutamin[10]	GREENHILL und CHIBNALL (1934); CURTIS (1944)
3-Acetyl-6-methoxybenzaldehyd	BONNER (1950); GRAY und
3-Aldehyd-4-methoxyacetophenol	BONNER (1948)

[1] Isolierte Wurzeln. [2] Vielleicht aus verletzten Wurzelhaaren? [3] Vielleicht aus der Karyopse? [4] Anaërobe Kultur. [5] Alternde Pflanzen. [6] Nur bei Gegenwart von Ribonuclease in der Außenlösung. [7] Sehr gering. [8] Möglicherweise aus Drüsen? [9] Nur bei Nährlösungswechsel (*Vallisneria*). [10] Möglicherweise aus Wunden oder Wasserspalten.

Es kann jedoch trotz dieser Bedenken nicht übersehen werden, daß die Wurzeln der höheren Pflanzen gegenüber den Sproßachsen und Blättern zu einer verstärkten Abgabe organischer Stoffe aus lebenden Zellen befähigt sind. Diese Tatsache wurde bei den S. 184 erwähnten Versuchen, bei denen die Abgabe bestimmter Aminoverbindungen aus Wurzeln und dem Hypokotyl wenige Tage alter Sonnenblumenpflanzen mit Hilfe des *Neurospora crassa*-Tests verfolgt wurde, besonders deutlich. Diese Versuche hatten gezeigt, daß bei 9 Tage alten Sonnenblumenpflanzen der Wurzelhals scharf die obere Begrenzung des die Wurzel einhüllenden Mycels bildet. Bei zunehmendem Alter der Pflanzen verlagert sich diese Grenze in Richtung auf die Wurzelspitze. Es lag die Vermutung nahe, daß die durch das fehlende Pilzwachstum in der Peripherie des Hypokotyls erwiesene fehlende Abgabe der Amide, die KANDLER (1951) papierchromatographisch am Beispiel des Sprosses von *Asparagus* und des Maisembryos ebenfalls nachwies, durch die Gegenwart der Cuticula auf den Epidermiszellen des Hypokotyls im Gegensatz zu denen der Wurzel mindestens z. T. verursacht sei.

Mikroskopische Untersuchungen, bei denen Längs- und Querschnitte des Hypokotyls und der angrenzenden ältesten Wurzelteile zum Nachweis der Cuticula mit Sudan III-Glycerin bzw. mit KOH angefärbt worden waren, ergaben, daß bei ungefähr 7 Tage alten Pflanzen tatsächlich der Wurzelhals scharf in einer maximal 2—3 mm breiten Zone den Übergang von dem eine Cuticula aufweisenden Hypokotyl zu der cuticulafreien Wurzel darstellt. In älteren Wurzeln, deren sproßnahe Teile bereits eine hellbraune Farbe aufweisen, sind die Epidermis- und Rhizodermiszellen dieser oberen Wurzelzone schwach suberinisiert.

Somit scheinen die Verminderung der Abgabe in älteren Wurzelzonen und das Fehlen der Substanzabgabe im Hypokotyl mindestens teilweise durch eine Suberinisierung der Membranen oder durch die Ausbildung der Cuticula verursacht zu sein. Es muß allerdings in diesem Zusammenhange daran erinnert werden, daß die Cuticula nicht allgemein

als alleinige Ursache für die fehlende Substanzabgabe angesehen werden darf, da einerseits bekannt ist, daß sich eine scheinbar homogene Cuticula verschiedenen Reagentien gegenüber lokal sehr unterschiedlich verhalten kann (besonders über Drüsengeweben) und da andererseits die von der Praxis in immer stärkerem Maße angewandte Blattdüngung darauf hinweist, daß auch die Cuticula von organischen Substanzen passiert werden kann.

Nach der Entdeckung der Ektodesmen (vgl. SCHUMACHER 1942, 1957) konnte vermutet werden, daß diesen plasmatischen Gebilden, die in großer Zahl die Epidermisaußenwände vieler Organe der Pflanzen durchdringen, eine besondere Bedeutung bei der Aufnahme und Abgabe organischer Substanzen zukommt (SCHUMACHER und LAMBERTZ 1956; FRANKE 1957, 1959). Sollte diese Vermutung in so allgemeiner Form zutreffen, dann müßte das Hypokotyl der jungen Sonnenblumenpflanzen keine oder nur sehr wenige Ektodesmen aufweisen. Eigene Versuche, bei denen die Ektodesmen nach dem von SCHNEPF (1959) und SIEVERS (1959) ausgearbeiteten Verfahren sichtbar gemacht wurden, zeigten jedoch, daß die Epidermisaußenwände des Hypokotyls der 7—28 Tage alten Sonnenblumenpflanzen von außerordentlich zahlreichen Ektodesmen durchsetzt sind. Da trotzdem die Abgabe der geprüften Aminoverbindungen aus dem Hypokotyl entweder verschwindend gering ist, oder mit dem angewandten Verfahren überhaupt nicht nachweisbar ist, wird deutlich, daß die Ektodesmen des Hypokotyls der Versuchsobjekte nicht als Gebilde angesehen werden können, die eine nennenswerte Abgabe der Aminoverbindungen verursachen.

Diese Beobachtungen führen zu der Vorstellung, daß die besondere Eigenschaft der Wurzel der Sonnenblume (wahrscheinlich jedoch auch der höheren Pflanze allgemein), nämlich als Organ der Abgabe organischer Substanzen aus lebenden Zellen zu dienen, wodurch sie sich recht deutlich gegenüber den Sproßachsen und den Blättern (außerhalb der Drüsen) unterscheidet, z. T. durch das Fehlen der Cuticula auf der Wurzeloberfläche bedingt ist. Nach dieser Annahme müßte die Cuticula dem Hinaustritt organischer Substanzen aus den Epidermiszellen des Sprosses einen mechanischen Widerstand entgegensetzen. Da jedoch andererseits bekannt ist, daß durch die Cuticula organische Stoffe von außen nach innen in die Pflanze eindringen und entgegengesetzt nach außen entweichen können, darf die Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden, daß neben einer mechanischen Hemmwirkung der Cuticula physiologische Vorgänge die Abgabe organischer Stoffe aus Epidermiszellen des Sprosses verhindern oder sehr stark einschränken, aus denen der Wurzel hingegen ermöglichen. Auf keinen Fall kann der große Unterschied in der Abgabeintensität der Wurzel und des Sprosses darauf zurückzuführen sein, daß der Sproß der höheren Pflanze in der Mehrzahl der Fälle, auch bei den meisten bisher ausgeführten Versuchen, in den Luftraum hineinragt, wohingegen die Wurzel immer von einem wasserreichen Medium umgeben wird.

Zwar scheinen aus den Wurzeln der 3—14 Tage alten Sonnenblumenpflanzen im dampfgesättigten Luftraum ebensowenig Aminosäuren und Amide abgegeben

zu werden, wie vom Sproß. Hierfür spricht, daß eine Beimpfung der so kultivierten Wurzeln und Sprosse mit den erwähnten *Neurospora crassa*-Defektmutanten nicht zur Auskeimung der Conidiosporen führt, obwohl diese auf festen Substraten leicht auszukeimen vermögen, falls ihnen die benötigten Substanzen geboten werden. Aber eine reichliche Mycelbildung, d. h. eine starke Aminosäurenausscheidung aus den Sonnenblumenwurzeln, findet sofort statt, wenn die Wurzeln in die beimpfte Knopsche Nährlösung tauchen. Hingegen werden das Hypokotyl und die Kotyledonen der Versuchsobjekte, wie oben dargelegt wurde, auch dann nicht von Hyphen umsponnen, wenn diese Organe ebenfalls in die Nährlösung tauchen.

Es handelt sich also hinsichtlich der Abgabe von Aminosäuren und Amiden nicht um einen scheinbaren, sondern um einen tatsächlichen Unterschied zwischen den Epidermiszellen des Sprosses und denen der Wurzel.

Die lebenden Zellen der Wurzeloberfläche, deren Wände noch nicht suberinisiert sind, geben die in der Tabelle 4 aufgeführten Substanzen an das Nährmedium ab. Diese Abgabe ist jedoch für alle Substanzen nicht überall gleich stark, sondern kann in gewissen Zonen besonders große Ausmaße erreichen bzw. nur auf diese beschränkt sein (Tabelle 5).

Tabelle 5. *Übersicht über den Ort der bevorzugten Abgabe einiger organischer Substanzen aus den Wurzeln verschiedener Pflanzen* (! = nur hier abgegeben)

Substanz
Ältere Wurzelhaarzone:
Glutaminsäure, Valin, Leucin, Phenylalanin *(Helianthus annuus)*
Junge Wurzelhaarzone:
Glutaminsäure, Valin, Leucin, Phenylalanin *(Helianthus annuus)*; Scopoletin, β-Glucosid des Scopoletins *(Avena sativa)*; Wuchsstoff, der die Keimung von *Orobanche speciosa*-Samen stimuliert *(Astragalus boeticus)*
Streckungszone:
Scopoletin, β-Glucosid des Scopoletins *(Avena sativa)*; Ameisensäure *(Zea Mays)*; Asparagin, Threonin, „Substanz b" *(Helianthus annuus)*; Nucleotide *(Pisum sativum)*; Adenin, Adenosin, Adenylsäure (?), Guanin, Guanosin (?), Uridin, Cytidin (mehrere Objekte)
Meristem und Calyptra:
Ameisensäure *(Zea Mays)*; Asparagin, Threonin, „Substanz b" *(Helianthus annuus)*; Nucleotide *(Pisum sativum)*; Adenin, Adenosin, Adenylsäure (?), Guanin, Guanosin (?), Uridin, Cystidin (mehrere Objekte); d-Xyloketose *(Sorghum vulgare)*!, „Wurzelspitzenglucosid" *(Avena sativa)*!

Die übrigen, in der Tabelle 4 erwähnten Substanzen werden entweder von allen jüngeren Teilen der Wurzeln in gleichem Maße abgegeben, oder es ist bei ihnen bisher nichts über eine unterschiedlich intensive Abgabe aus den einzelnen Wurzelzonen bekann .

Die verstärkte Abgabe einzelner Substanzen durch bestimmte Zonen der Wurzeln entspricht z. T. den Mengenverhältnissen dieser Stoffe innerhalb der verschiedenen Bereiche der gesamten Wurzel. Das

Gesagte trifft für die Ameisensäure (CZAPEK 1896), das Scopoletin, das β-Glucosid des Scopoletins, das „Wurzelspitzenglucosid" (EBERHARDT 1955), die „Substanz b" (FRENZEL 1957) und wahrscheinlich für die d-Xyloketose (BROWN, ROBINSON und TODD 1955) zu. Die übrigen Substanzen, mindestens die erwähnten Aminosäuren und Amide, werden jedoch von den betreffenden Zonen in anderem Maße abgegeben, als nach den relativen Mengenverhältnissen dieser Substanzen innerhalb der einzelnen Abschnitte der gesamten Wurzel zu erwarten wäre. Diese Befunde deuten darauf hin, daß die Abgabe der organischen Substanzen durch die lebenden Wurzelzellen möglicherweise auf verschiedene Ursachen zurückzuführen ist.

Nach MARTIN (1957) treten aus Haferwurzeln Glutamin und Alanin, Glutaminsäure und Serin ungefähr nach Maßgabe ihrer Konzentration in den Zellen der gesamten Wurzel in das flüssige Substrat über. KANDLER (1951) hatte schon früher darauf aufmerksam gemacht, daß isolierte Maiswurzeln verschiedene Aminosäuren ungefähr entsprechend ihrer Konzentration in der Wurzel an die Nährlösung abgeben. Hingegen reichern sich bei diesem Objekt Glutamin und Alanin in der Nährlösung stärker an, als aus ihrem relativen Mengenverhältnis in der Wurzel zu vermuten ist. Auf eine gewisse Abhängigkeit der Substanzabgabe von der Menge dieser Stoffe in der Wurzel lassen auch die von MELIN und NILSSON (1957) durchgeführten Versuche zum Assimilattransport aus den Blättern in den Pilz der *Pinus*-Mykorrhiza sowie die eigenen Experimente über die Intensität des abwärts gerichteten Assimilatstromes infolge Infektion des Wurzelraumes schließen[1]. In beiden Fällen war eine verstärkte Substanzabgabe mit intensiviertem Assimilationstransport von den Blättern in die Wurzel verknüpft.

Diese Befunde weisen scheinbar auf eine hohe Bedeutung der Diffusion bei der Abgabe der erwähnten Substanzen hin. Eine ähnliche scheinbare Abhängigkeit der Anreicherung bestimmter Aminosäuren und Amide von Diffusionsvorgängen läßt sich auch im Falle der Sonnenblume bei einer flüchtigen Sichtung der Versuchsergebnisse erschließen.

Denn es wurde bereits darauf aufmerksam gemacht (S. 188), daß sich Asparagin, Glutamin, Glutaminsäure und möglicherweise auch Asparaginsäure in einem relativen Mengenverhältnis zueinander im Wurzelraum intakter Sonnenblumenpflanzen ansammeln, das dem relativen Mengenverhältnis der Substanzen in der gesamten Wurzel entspricht. Hierbei darf jedoch nicht vergessen werden, daß die in der Nährlösung nachweisbare Menge der Glutaminsäure aus einer verstärkten Abgabe der Wurzelhaarregion und einer gehemmten Abgabe der Wurzelspitze einschließlich der Streckungszone resultiert; das in der Lösung vorhandene Asparagin stammt hingegen bevorzugt aus der Wurzelspitze, die Abgabe dieser Substanz aus der Wurzelhaarzone ist jedoch deutlich gebremst. Die gesamte Anreicherung der beiden erwähnten Stoffe setzt sich also jeweils aus einer im Vergleich zu der in der Wurzel herrschenden Konzentration dieser Aminoverbindungen geförderten und gehemmten Abgabe aus den einzelnen Wurzelzonen zusammen.

[1] Vgl. hierzu jedoch auch die verstärkte Scopoletinabgabe trotz gleichbleibenden Scopoletingehaltes bei infizierten Haferwurzeln gegenüber steril kultivierten Wurzeln (MARTIN 1958).

Das gleiche relative Mengenverhältnis dieser Stoffe in der Wurzel und in der Nährlösung täuscht somit nur einen allgemeinen Diffusionsvorgang vor. Außerdem muß bei jedem Versuch, die Bedeutung der Diffusion abzuschätzen, berücksichtigt werden, daß es in keinem der bisher durchgeführten Experimente mit lebenden Pflanzen gelungen ist, ein Konzentrationsgleichgewicht zwischen dem Gehalt an „freien" Aminosäuren der Wurzelzellen und dem der Nährlösung zu erreichen. Im Gegenteil werden Substanzen, die zwar in einer etwas höheren Konzentration in den Wurzelraum gegeben werden als bei einer 7tägigen Kultur in der Nährlösung zu erwarten ist, die sich aber ganz beträchtlich unter derjenigen, die gleichzeitig in den Zellen zu herrschen scheint, befindet, gegen dieses Konzentrationsgefälle aufgenommen (Glutaminsäure, Alanin, z. T. auch Asparagin). Diese Befunde lassen erkennen, daß die Diffusion („simple diffusion" und „facilitated diffusion", Danielli 1954) entweder keineswegs die Rolle spielt, die ihr zunächst zuzukommen scheint, oder daß sie zwar den Abgabevorgang regelt, daß aber die aus wäßrigen oder alkoholischen Wurzelextrakten zu erschließende Konzentration der „freien" Aminosäuren und Amide ein falscher Ausgangspunkt aller Überlegungen ist, weil diese Substanzen in den Zellen tatsächlich nicht frei sind, sondern durch Bildung sehr labiler chemischer Komplexe oder durch noch andere Vorgänge (z. B. Donnan-Gleichgewicht) zurückgehalten werden und der Diffusion nicht zugänglich sind. Eine ähnliche Ansicht vertraten schon früher unter anderen Cohen und Rickenberg (1955), Gale (1947, 1954) und Mitchell (1954). In jedem Falle folgt hieraus jedoch, daß der Stoffwechsel der einzelnen Zelle und der gesamten Pflanze sehr bestimmend in den Abgabevorgang eingreift und der Diffusion nur einen beschränkten Tätigkeitsbereich zuweist.

Neben dieser physiologischen Steuerung der Abgabe könnten bei verschiedenen Kulturbedingungen der Versuchspflanzen über den Umweg einer unterschiedlichen Aufnahme der Ionen aus der anorganischen Nährlösung die Permeabilitätsverhältnisse der Wurzelzellen so verändert werden, daß hieraus eine verschieden starke Abgabe einiger Aminosäuren und Amide resultiert. Wegen des hohen Arbeitsaufwandes der bisher durchgeführten Versuche konnten die Veränderungen des Ionenmilieus der anorganischen Nährlösung in Abhängigkeit von den Kulturbedingungen nicht verfolgt werden. Diese Veränderungen dürften jedoch nicht sehr stark sein, da in der nur schwach gepufferten Knopschen Nährlösung der p_H-Wert unabhängig davon, ob die in dieser Lösung wurzelnden Pflanzen belichtet und belüftet oder nur belüftet aber verdunkelt wurden, gleichbleibt (S. 191). Trotzdem ist die Intensität der Abgabe von Leucin/Isoleucin, Valin und der Substanz a bei verdunkelten aber belüfteten Kulturen höher als bei belichteten und belüfteten Kulturen. Für das Alanin trifft das Gegenteil zu (vgl. Tabelle 4). Andere Substanzen, wie Threonin, Phenylalanin und die Substanz b werden jedoch in beiden Fällen gehemmt abgegeben. Schließlich ist zu bedenken, daß bei guter Durchlüftung der Nährlösung stets eine Durchmischung dieser Lösung stattfindet, so daß innerhalb eines Gefäßes überall dieselbe Ionenkonzentration gewährleistet wird.

Dennoch ist die Intensität, mit der die Substanzen aus den verschiedenen Wurzelzonen abgegeben werden, unterschiedlich stark. Die Vermutung, daß diese unterschiedliche Abgabeintensität ihre Ursache in einer verschiedenen Permeabilität des Plasmas der Oberflächenzellen in den betreffenden Wurzelzonen habe, ist jedoch unwahrscheinlich, denn das in verstärktem Maße von der Wurzelspitze abgegebene Asparagin reichert sich unabhängig von den Kulturbedingungen stets in einem relativen Mengenverhältnis in der Nährlösung an, das dem des Asparagins in den Extrakten der Gesamtwurzel entspricht. Dasselbe trifft für die besonders von der Wurzelhaarzone abgegebene Glutaminsäure und das von allen Zonen der Wurzel gleich stark ausgeschiedene Glutamin sowie wahrscheinlich auch für die Asparaginsäure zu. Wären die Permeabilitätsverhältnisse des Plasmas in den verschiedenen Wurzelzonen sehr unterschiedlich voneinander und wirkten die umweltbedingten Veränderungen des Ionenmilieus des Wurzelraumes nennenswert auf die Permeabilität ein, dann wären die geschilderten Erscheinungen schwer zu erklären.

Es muß somit angenommen werden, daß sich das umweltbedingte, unterschiedliche Ionenmilieu des Wurzelraumes unter den gegebenen Versuchsbedingungen nicht wesentlich über Veränderungen der Permeabilitätsverhältnisse auf die Abgabe der Aminosäuren und Amide auswirkt, wenn auch nicht bestritten werden soll, daß geringe Wirkungen dieser Art vorkommen mögen.

EBERHARDT und MARTIN (1957) hoben die hohe Bedeutung permeabilitätsverändernder Vorgänge (z. B. Austrocknen der Wurzelhaare) für die Abgabe des Scopoletins und anderer fluorescierender Stoffe durch Haferwurzeln hervor. Diese Befunde, wie auch die von denselben Autoren sowie von MARTIN (1956, 1957), HEVESY (1949), RATNER und SAMOJLOVA (1955) u. a. erwähnte Sachlage, daß wahrscheinlich infolge von Änderungen der Permeabilitätseigenschaften von den Wurzeln wesentlich mehr organische Substanzen in Aqua dest. als in Nährlösung abgegeben werden, stehen in einem scheinbaren Widerspruch zu dem bisher Dargelegten. Hierbei ist jedoch zu berücksichtigen, daß in den eigenen Versuchen die stärkste Substanzabgabe durch die Wurzeln zwar bei Pflanzen erzielt wurde, die unter den geschilderten optimalen Bedingungen (S. 171) auf Knopscher Nährlösung kultiviert wurden. Es ist jedoch wahrscheinlich, daß auch im Falle der Sonnenblumen die Abgabe der erwähnten Aminoverbindungen an die Nährlösung wesentlich geringer als an Aqua dest. sein dürfte. Die Abgabe an Aqua dest. wurde jedoch nicht untersucht, weil vermieden werden sollte, die Pflanzen unter allzu unphysiologischen Verhältnissen zu kultivieren. Schließlich muß darauf aufmerksam gemacht werden, daß plötzliche Veränderungen der Permeabilitätseigenschaften der Plasmamembranen und des Plasmas, wie sie durch starkes Welken der Wurzelhaare, in anderen Fällen auch der gesamten Pflanze (KATZNELSON, ROUATT und PAYNE 1955), erzielt werden, sicherlich zu einer kurzfristigen Steigerung der Abgabeintensität führen werden. Das trifft besonders dann zu, wenn die im feuchten Raum kultivierten Wurzelhaare zunächst angetrocknet und dann 2 Std lang mit Wasser ausgelaugt werden (EBERHARDT und MARTIN 1957). Hierbei dürfte der größte Teil der Wurzelhaare platzen, wie eigene Versuche zeigten, wodurch keine brauchbaren Hinweise auf die Ursachen der Abgabe organischer Substanzen durch lebende Zellen gewonnen werden. Aber auch dann, wenn diese irreversiblen Schädigungen vermieden werden, können die Versuche, bei denen plötzliche Veränderungen der Permeabilitätsverhältnisse erzielt werden, wenig über diejenige Abgabe organischer Substanzen aussagen, die bei Kultur der Pflanzen unter konstanten Umweltverhältnissen stattfindet.

Abschließend kann festgestellt werden, daß die Anreicherung von Aminosäuren und Amiden im wäßrigen Wurzelraum junger Sonnenblumen im wesentlichen nicht auf tote bzw. absterbende Zellen oder auf die Tätigkeit extracellulärer bzw. in den Plasmagrenzschichten lokalisierter Fermente zurückzuführen ist. Sie stellt also keine Entleerung der Zellen oder eine Neubildung von Substanzen dar, sondern sie ist ein Ausscheidungsvorgang. Hierbei kommt, im Gegensatz zu der Ansicht von KANDLER (1951), MARTIN (1957), in gewissem Sinne auch von BÖRNER und RADEMACHER (1957) sowie von EBERHARDT und MARTIN (1957) der Diffusion nur eine relativ untergeordnete Rolle zu. Auch Veränderungen der Plasmapermeabilität infolge geänderten Ionenmilieus der Nährlösung scheinen im vorliegenden Falle nicht bedeutungsvoll zu sein. Schließlich dürfte auch die Zugehörigkeit der betreffenden Substanz zu den Gruppen der sauren, neutralen und basischen Aminoverbindungen nicht über die Abgabeintensität entscheiden, denn es werden gleichzeitig Vertreter aller 3 Gruppen bald gefördert, bald gehemmt oder gar entsprechend der in den Wurzelzellen herrschenden Konzentration abgegeben (S. 189). Im wesentlichen dürfte die Abgabe der Aminosäuren und Amide hingegen durch den physiologischen Zustand und den Stoffwechsel der lebenden Oberflächenzellen der Sonnenblumenwurzel bedingt und gesteuert sein, soweit die Wände dieser Zellen nicht cutinisiert oder suberinisiert sind. Daß es sich jedoch bei dieser Abgabe um eine aktive Ausscheidung handelt, wie STILLE (1957) annahm, ist nicht zu beweisen, denn es lassen sich bisher nicht die Einflüsse des Stoffwechsels auf den Transportmechanismus von denen auf die Permeabilitätseigenschaften oder die Komplexbildungen innerhalb der Zelle unterscheiden.

Eingangs wurde darauf aufmerksam gemacht, daß die von den jungen Wurzeln höherer Pflanzen abgegebenen organischen Substanzen im wesentlichen Sekrete darstellen, falls die Definitionen von FREY-WYSSLING (1935, 1949) und von KISSER (1958) verwandt werden. Gemäß den allgemeinen Vorstellungen werden Sekrete von Drüsenzellen oder Drüsengeweben sezerniert. Es erhebt sich somit die Frage, ob die jungen Wurzeln der höheren Pflanze als ein besonderer Typ der Drüsen angesehen werden müssen. Versteht man unter dem Begriff „Drüse" Gewebe oder Zellen, in denen Sekrete unter der Kontrolle und Mithilfe des Stoffwechsels abgegeben werden, dann stellen die jüngsten Abschnitte der (Sonnenblumen-) Wurzeln tatsächlich Drüsen dar, denn der Stoffwechsel vermag, wie ausführlich darzulegen versucht wurde, diesen Abgabevorgang sehr wirksam zu steuern. Mit dem Begriff „Drüse" werden jedoch neben den (vielfach noch unbekannten) physiologischen Besonderheiten bestimmte morphologische und anatomische Kennzeichen verknüpft, soweit es sich um den Prototyp der Drüsengewebe handelt. Diese morphologisch-anatomischen Charakteristica treffen für die jungen Wurzeln allerdings nicht zu. Es muß aber beachtet werden, daß möglicherweise der Typ der „Drüsenflächen" (KISSER 1958) den ausscheidenden Zonen der jungen Wurzeln nicht nur physiologisch, sondern auch morphologisch-anatomisch recht nahesteht.

Die Frage nach der Zugehörigkeit der jungen Wurzeln zum Typ der Drüsengewebe kann somit so lange nicht eindeutig beantwortet werden, als unsere

Vorstellungen einerseits vom Wesen der Drüsen infolge mangelnder Kenntnis der Physiologie dieser Gewebe unklar sind und andererseits der Abgabevorgang, der sich in den Oberflächenzellen der jungen Wurzeln abspielt, nicht hinreichend geklärt ist.

Zusammenfassung

Eine Untersuchung des Abgabevorganges der von jungen Sonnenblumenwurzeln an die flüssige, sterile Nährlösung (KNOP) ausgeschiedenen Aminosäuren und Amide führte zu folgenden Ergebnissen:

1. Die nach einer 7tägigen Kultur in der Nährlösung nachweisbaren Aminoverbindungen (Asparaginsäure, Glutaminsäure, Asparagin, Threonin, Glutamin, Alanin, Valin, Leucin/Isoleucin, Phenylalanin, γ-Aminobuttersäure?, Serin?, Substanzen a, b, c, d, e) entstammen unter den gewählten Kulturbedingungen in der überwiegenden Menge lebenden Wurzelzellen, nicht aber toten, absterbenden oder verletzten Zellen.

2. Extracelluläre oder in den Plasmagrenzschichten lokalisierte eiweißspaltende oder transaminierende Fermente sind an der Anreicherung nicht beteiligt.

3. Nicht alle lebenden Zellen der Wurzeloberfläche oder der Epidermis des Sprosses sind zu der Abgabe der erwähnten Aminoverbindungen befähigt, sondern die Ausscheidung beschränkt sich nur auf die jüngsten, maximal ungefähr 7 Tage alten Wurzeln und Wurzelteile. Eine Suberinisierung der Membran oder die Ausbildung der Cuticula scheinen den Abgabevorgang zu blockieren, obwohl die Epidermisaußenwände des Sprosses von zahllosen Ektodesmen durchsetzt sein können. Wie weit Stoffwechselvorgänge im Sproß die Abgabe dort zusätzlich unterbinden, ist unklar.

4. Die Abgabeintensität aus verschiedenen Wurzelzonen ist, wie bereits früher festgestellt wurde (FRENZEL (1957), für die einzelnen Substanzen ungleich stark.

5. Die Ausscheidungsintensität bestimmter Aminoverbindungen ist vom physiologischen Zustand und vom Stoffwechsel der Gesamtpflanze abhängig und nicht nur eine einfache Folge des Konzentrationsungleichgewichtes zwischen den Verhältnissen in den Zellen und in der Nährlösung.

6. Neben der Abgabe kann eine Stoffaufnahme einhergehen, und zwar dann, wenn die betreffenden Substanzen in einer Konzentration in der Nährlösung vorliegen, die etwas größer ist als unter den gegebenen Kulturbedingungen einzutreten pflegt, die aber immer noch ganz wesentlich unter dem Grad der Konzentration dieser Stoffe in der Wurzel liegt.

7. Befall des Sprosses oder der Wurzel der Versuchspflanzen mit Mikroorganismen verursacht einen erhöhten Assimilattransport in die Wurzeln und steigert dort die Ausscheidung der geprüften Aminoverbindungen.

8. Die durch unterschiedliche Kulturbedingungen verursachten Unterschiede in der Abgabeintensität sind sehr wahrscheinlich kein Ergebnis einer Veränderung des p_H-Wertes oder des Ionenmilieus der Nährlösung.

9. Die Zugehörigkeit einer bestimmten Substanz zur Gruppe der basischen, neutralen oder sauren Aminoverbindungen entscheidet nicht über die Intensität, mit der die betreffende Substanz ausgeschieden wird.

10. Selbst bei sehr lange dauernden Versuchen (7 Tage) wird niemals ein Gleichgewicht zwischen der Konzentration der betreffenden Aminosäuren und Amide in der Wurzel und in der Nährlösung erzielt.

11. Hieraus wird deutlich, daß der Diffusion der erwähnten Substanzen aus den lebenden Wurzelzellen nur eine untergeordnete Rolle zukommt. Wesentlich wichtiger scheint die Steuerung der Abgabe durch den Stoffwechsel zu sein.

12. Es bleibt unklar, auf welche Art der Stoffwechsel in die Ausscheidung eingreift.

Die Deutsche Forschungsgemeinschaft hat durch Gewährung eines Forschungsstipendiums die Durchführung der Arbeit ermöglicht und fortlaufend unterstützt. Ihr gebührt daher mein ganz besonders herzlicher Dank.

Literatur

ANDAL, R., K. BHUVANESWARI and N. S. SUBBA-RAO: Root exudates of paddy. Nature (Lond.) **178**, 1063 (1956).

ARENS, K.: Die kutikuläre Excretion des Laubblattes. Jb. wiss. Bot. **80**, 248—300 (1934).

ARISZ, W. H.: Het actief en passief opnemen von stoffen door *Vallisneria*. Versl. ned. Akad. Wet. **52**, 639—645 (1943).

BARROLIER, J.: Umwandlung von Papierchromatogrammen und -elektropherogrammen in einen transparenten Trockenfilm. Naturwissenschaften **42**, 126 (1955).

BEADLE, G. W., and E. L. TATUM: *Neurospora*. II. Methods of producing and detecting mutations concerned with nutritional requirements. Amer. J. Bot. **32**, 678—686 (1945).

BÖRNER, H.: Die Abgabe organischer Verbindungen aus den Karyopsen, Wurzeln und Ernterückständen von Roggen (*Secale cereale* L.), Weizen (*Triticum aestivum* L.) und Gerste (*Hordeum vulgare* L.) und ihre Bedeutung bei der gegenseitigen Beeinflussung der höheren Pflanzen. Beitr. Biol. Pflanz. **33**, 33—83 (1956).

BÖRNER, H., u. B. RADEMACHER: Untersuchungen zum Problem der echten Selbstunverträglichkeit des Leins (*Linum usitatissimum* L.). Z. Pflanzenernähr., Düng. u. Bodenk. **76** (**121**), 123—132 (1957).

BONNER, J.: The role of toxic substances in the interaction of higher plants. Bot. Rev. **16**, 51—66 (1950).

BONNER, J., and A. W. GALSTON: Toxic substances from the culture media of guayule which may inhibit growth. Bot. Gaz. **106**, 185—198 (1944).

BROWN, R., A. W. JOHNSON, E. ROBINSON and A. R. TODD: The stimulant involved in the germination of *Striga hermonthica*. Proc. roy. Soc. B **136**, 1—12 (1949).

CHABROLIN, C.: La germination des grains de l'*Orobanche speciosa*. C.R. Acad. Sci. (Paris) **206**, 1990—1992 (1938).

CHIBNALL, A. CH., ST. H. PIPER, A. POLLARD, E. F. WILLIAMS and P. N. SAHAI: The constitution of the primary alcohols, fatty acids and paraffins present in plant and insect waxes. Biochem. J. **28**, 2189—2208 (1934).

COHEN, G. N., et H. V. RICKENBERG: Existence d'accepteurs spécifiques pour les amino-acides chez *Escherichia coli*. C.R. Acad. Sci. (Paris) **240**, 2086—2088 (1955).

CURTIS, O. F.: The exudation of glutamine from lawn grass. Plant Physiol. **19**, 1—5 (1944).

CZAPEK, F.: Zur Lehre von den Wurzelausscheidungen. Jb. wiss. Bot. **29**, 321—390 (1896).

DANIELLI, J. F.: Morphological and molecular aspects of active transport. Symp. Soc. exp. Biol. **8**, 502—516 (1954).

DAS, N. K., CH. GHOSH, B. P. KAUFMANN and G. R. KERSH: Release of deoxyribonuclease by onion roots growing in solutions of ribonuclease. Amer. J. Bot. **42**, 949—953 (1955).

EBERHARDT, F.: Über fluoreszierende Verbindungen in der Wurzel des Hafers. Z. Bot. **43**, 405—422 (1955).

EBERHARDT, F., u. P. MARTIN: Das Problem der Wurzelausscheidungen und seine Bedeutung für die gegenseitige Beeinflussung höherer Pflanzen. Z. Pflanzenkr. **64**, 193—205 (1957).

ENGEL, H.: Das Verhalten der Blätter bei Benetzung mit Wasser. Jb. wiss. Bot. **88**, 816—861 (1939).

FRANK, H.: Über den Stickstoffverlust bei alternden Pflanzen. Planta (Berl.) **44**, 319—340 (1954).

FRANKE, W.: Ein Beitrag zur Nährstoffaufnahme durch Blätter. Ber. dtsch. bot. Ges. **70**, 297—304 (1957).

FRANKE, W.: Können Pflanzen Nährstoffe durch die Blätter aufnehmen? I. Wege der Stoffeinwanderung. Umschau **59**, 308—310 (1959).

FRENZEL, B.: Zur Abgabe von Aminosäuren und Amiden an das Nährmedium durch die Wurzeln von *Helianthus annuus* L. Planta (Berl.) **49**, 210—234 (1957).

FREY-WYSSLING, A.: Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen. Monographien Physiol. **32** (1935).

FREY-WYSSLING, A.: Stoffwechsel der Pflanzen, 2. Aufl. Zürich 1949.

FRIES, N., and B. FORSMAN: Quantitative determination of certain nucleic acid derivatives in pea root exudates. Physiol. Plantarum (Cph.) **4**, 410—420 (1951).

FUSS, K.: Die Ansäuerung der Nährlösung durch *Lupinus luteus* und papierchromatographische Untersuchung auf saure Wurzelausscheidungen. Flora (Jena) **144**, 1—46 (1956/57).

GÄUMANN, E.: Über den Mechanismus des infektiösen Welkens. Biol. Zbl. **67**, 22—26 (1948).

GALE, E. F.: The assimilation of amino-acids by bacteria. 1. The passage of certain amino-acids across the cell wall and their concentration in the internal environment of *Streptococcus faecalis*. J. gen. Microbiol. **1**, 53—76 (1947).

GALE, E. F.: The accumulation of amino-acids within Staphylococcal cells. Symp. Soc. exp. Biol. **8**, 242—253 (1954).

GILES, N. H., and E. Z. LEDERBERG: Induced reversions of biochemical mutants in *Neurospora crassa*. Amer. J. Bot. **35**, 150—157 (1948).

GOEBEL, K.: Pflanzenbiologische Schilderungen, Teil 2, S. 211. Marburg 1891.

GRAFE, V., J. FRONKA, E. GRAFE u. E. MÜLLER: Untersuchungen über die Physiologie der Pflanzenphosphatide. Beitr. Biol. Pflanz. **22**, 198—224 (1934).

GRAY, R., and J. BONNER: An inhibitor of plant growth from leaves of *Encelia farinosa*. Amer. J. Bot. **35**, 52—57 (1948).

GREENHILL, A. W., and A. C. CHIBNALL: The exudation of glutamine from perennial rye-grass. Biochem. J. **28**, 1422—1427 (1934).

HÄRTEL, O., u. E. PAPESCH: Über die Wachsausscheidungen von Koniferen. Ber. dtsch. bot. Ges. **68**, 133—142 (1955).

HANSTEEN-CRANNER, B.: Beiträge zur Biochemie und Physiologie der Zellwände und der plasmatischen Grenzschichten. Ber. dtsch. bot. Ges. **37**, 380—391 (1919).

HEVESY, G.: Interaction between the phosphorus atoms of the wheat seedling and the nutrient solution. Ark. Bot. A **33**, Nr 2, 1—16 (1949).

HOROWITZ, N. H.: Biochemical genetics of *Neurospora*. Advanc. Genet. **3**, 33—71 (1950).

JANKE, A.: Arbeitsmethoden der Mikrobiologie. I. Allgemeine mikrobiologische Methoden. Dresden u. Leipzig 1946.

KANDLER, O.: Papierchromatographischer Nachweis der Aminosäureabscheidung in vitro kultivierter Maiswurzeln. Z. Naturforsch. **6**b, 437—445 (1951).

KATZNELSON, H., J. W. ROUATT and T. M. B. PAYNE: The liberation of amino acids and reducing compounds by plant roots. Plant and Soil (The Hague) **7**, 35—48 (1955).

KISSER, J. G.: Die Ausscheidung von ätherischen Ölen und Harzen. In W. RUHLAND, Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. 10, S. 91—131. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1958.

KNUDSON, L.: The secretion of invertase by plant roots. Amer. J. Bot. **7**, 371 to 379 (1920).

KNUDSON, L., and R. S. SMITH: Secretion of amylase by plant roots. Bot. Gaz. **68**, 460—466 (1919).

KOCH, G., u. W. WEIDEL: Über die Receptorsubstanz für den Phagen T 5. IV. Mitteilung: Eine einfache Methode zur quantitativen Bestimmung von Aminosäuren und ihre Anwendung für Vergleiche zwischen Receptorsubstanz und mutativem Abwandlungsprodukt. Hoppe-Seylers Z. physiol. Chem. **303**, 213—223 (1956).

KRASIL'NIKOV, N. A.: Ausscheidung von Fermenten aus den Wurzeln höherer Pflanzen. Dokl. Akad. Nauk SSSR. **87**, 309—312 (1952) [Russisch].

KURSANOV, A. L.: Das Wurzelsystem der Pflanze als Organ des Stoffwechsels. Izv. Akad. Nauk SSSR., Ser. Biol. **1957**, 689—705 [Russisch].

LAUSBERG, TH.: Quantitative Untersuchungen über die kutikuläre Exkretion des Laubblattes. Jb. wiss. Bot. **81**, 769—806 (1935).

LEFEVRE, P. G.: The evidence for active transport of monosaccharides across the red cell membrane. Symp. Soc. exp. Biol. **8**, 118—135 (1954).

LINSKENS, H. F.: Der Einfluß der toxigenen Welke auf die Blattausscheidungen der Tomatenpflanze. Phytopath. Z. **23**, 89—106 (1955).

LINSKENS, H. F., u. R. KNAPP: Über die Ausscheidung von Aminosäuren in reinen und gemischten Beständen verschiedener Pflanzenarten. Planta (Berl.) **45**, 106—117 (1955).

LUNDEGÅRDH, H., and G. STENLID: On the exudation of nucleotides and flavanone from living roots. Ark. Bot. A **31**, Nr 10 (1944).

LYON, T. L., and J. K. WILSON: Liberation of organic matter by roots of growing plants. Cornell Univ. Agric. Exp. Stat., Memoir 40, Ithaca, N.Y. 1921.

MARTIN, P.: Qualitative und quantitative Untersuchungen über die Ausscheidung organischer Verbindungen aus den Keimwurzeln des Hafers (*Avena sativa* L.). Naturwisschenschaften **43**, 227—228 (1956).

MARTIN, P.: Die Abgabe von organischen Verbindungen, insbesondere von Scopoletin, aus den Keimwurzeln des Hafers. Z. Bot. **45**, 475—506 (1957).

MARTIN, P.: Einfluß der Kulturfiltrate von Mikroorganismen auf die Abgabe von Scopoletin aus den Keimwurzeln des Hafers (*Avena sativa* L.). Arch. Mikrobiol. **29**, 154—186 (1958).

MELIN, E.: Die Phosphatiden als ökologischer Faktor im Boden. Svensk bot. T. **18**, 460—464 (1924).

MELIN, E., and H. NILSSON: Transport of C^{14}-labelled photosynthate to the fungal associate of pine mycorrhiza. Svensk bot. T. **51**, 166—186 (1957).

MITCHELL, P.: Transport of phosphate through an osmotic barrier. Symp. Soc. exp. Biol. **8**, 254—261 (1954).

MOTHES, K.: Über die Ausscheidung von Solanaceen-Alkaloiden aus gesunden Blättern. Dtsch. Apoth.-Ztg **53**, 1271—1273 (1938).

MOTHES, K.: Stoffliche Beziehungen zwischen Wurzel und Sproß. Angew. Bot. **30**, 125—128 (1956).

MOTHES, K., u. L. ENGELBRECHT: Über den Stickstoffumsatz in Blattstecklingen. Flora (Jena) **143**, 428—472 (1956).

MUELLER, L. E., P. H. CARR and W. E. LOOMIS: The submicroscopic structure of plant surfaces. Amer. J. Bot. **41**, 593—600 (1954).

NELSON, C. D., and P. R. GORHAM: Uptake and translocation of C^{14}-labelled sugars applied to primary leaves of soybean-seedlings. Canad. J. Bot. **35**, 339—347 (1957).

NOVITSKIJ, JU. I.: Photosynthese und Assimilattransport in *Perilla* und Salat, die unter verschiedenen Photoperioden gezogen wurden. Fiziol. Rastenij **4**, 243 bis 253 (1957) [Russisch.]

PARKINSON, D.: Liberation of amino-acids by oat seedlings. Nature (Lond.) **176**, 35—36 (1955).

PRESTON, W. H., J. W. MITCHELL and W. PEEVE: Movement of α-Methoxyphenylacetic acid from one plant to another through their root systems. Science **119**, 437—438 (1954).

PRIANISCHNIKOW, D.: Zur Frage über die Wurzelausscheidungen. Ber. dtsch. bot. Ges. **22**, 184—191 (1904).

PRISTUPA, N. A., u. A. L. KURSANOV: Der absteigende Assimilatstrom und sein Zusammenhang mit der Tätigkeit der Wurzel. Fiziol. Rastenij **4**, 417—424 (1957) [Russisch].

RABIDEAU, G. S., and G. O. BURR: The use of C^{13} isotope as a tracer for transport studies in plants. Amer. J. Bot. **32**, 349—356 (1945).

RADEMACHER, B.: Gegenseitige Beeinflussung höherer Pflanzen. In W. RUHLAND, Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. **11**, S. 655—706. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1959.

RATNER, E. I., u. S. A. SAMOJLOVA: Die extrazelluläre Phosphataseaktivität der Wurzeln. Fiziol. Rastenij **2**, 30—41 (1955) [Russisch].

ROGERS, H. T., R. W. PEARSON and W. H. PIERRE: The source and phosphatase activity of exoenzyme systems of corn and tomato roots. Soil Sci. **54**, 353 to 366 (1942).

ROSENBERG, TH.: The concept and definition of active transport. Symp. Soc. exp. Biol. **8**, 27—41 (1954).

ROTHSTEIN, A.: The enzymology of the cell-surface. Protoplasmatologia, II. E. **4**, 1—86 (1954).

ROTHSTEIN, A.: Enzyme systems of the cell surface involved in the uptake of sugars by yeast. Symp. Soc. exp. Biol. **8**, 165—201 (1954).

ROTHSTEIN, A., and R. MEIER: The relationship of the cell surface to metabolism. I. Phosphatases in the cell surface of living yeast cells. J. cell. comp. Physiol. **32**, 77—95 (1948).

ROVIRA, A. D.: Plant root excretions in relation to the rhizosphere effect. I. The nature of root exudate from oats and peas. Plant and Soil (The Hague) **7**, 178—194 (1956).

RYAN, F. J.: Back-mutation and adaptation of nutritional mutants. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. **11**, 215—226 (1946).

RYAN, F. J., G. W. BEADLE and F. L. TATUM: The tube method of measuring the growth rate of *Neurospora*. Amer. J. Bot. **30**, 784—799 (1943).

SCHMIDT, H. H.: Untersuchungen zu den Fluoreszenzerscheinungen der Keimpflanzen von *Lolium* spp. im ultravioletten Licht. II. Die Bedeutung der Filtrierpapiere für die Ausbildung der Fluoreszenzbahnen. Ber. dtsch. bot. Ges. **66**, 420—426 (1953).

Schnepf, E.: Untersuchungen über Darstellung und Bau der Ektodesmen und ihre Beeinflußbarkeit durch stoffliche Faktoren. Planta (Berl.) **52**, 644—708 (1959).

Schumacher, W.: Über plasmodesmenartige Strukturen in den Epidermisaußenwänden. Jb. wiss. Bot. **90**, 530—545 (1942).

Schumacher, W.: Über Ektodesmen und Plasmodesmen. Ber. dtsch. bot. Ges. **70**, 336—342 (1957).

Schumacher, W., u. P. Lambertz: Über die Beziehungen zwischen der Stoffaufnahme durch Blattepidermen und der Zahl der Plasmodesmen in den Außenwänden. Planta (Berl.) **47**, 47—52 (1956).

Sievers, A.: Untersuchungen über die Darstellbarkeit der Ektodesmen und ihre Beeinflussung durch physikalische Faktoren. Flora (Jena) **147**, 263—316 (1959).

Sisler, E. C., W. M. Dugger and H. G. Gauch: The role of boron in the translocation of organic compounds in plants. Plant Physiol. **31**, 11—17 (1956).

Stille, B.: Schädigungen an Pflanzenwurzeln durch Kulturfiltrate von Mikroorganismen. Arch. Mikrobiol. **26**, 71—82 (1957).

Stoklasa, J., u. A. Ernest: Beiträge zur Lösung der Frage der chemischen Natur des Wurzelsekretes. Jb. wiss. Bot. **46**, 55—102 (1909).

Tamm, C. O.: Removal of plant nutrients from tree crowns by rain. Physiol. Plantarum (Cph.) **4**, 184—188 (1951).

Vaklinova, S. G., N. G. Doman u. B. A. Rubin: Der Einfluß verschiedener Stickstoff-Formen auf die Photosyntheseprodukte der Blätter und auf ihre Verteilung in Sproß und Wurzel von Mais-Keimpflanzen. Fiziol. Rastenij **5**, 516 bis 523 (1958) [Russisch].

Virtanen, A. J.: The biology and chemistry of nitrogen fixation by legume bacteria. Biol. Rev. **22**, 239—269 (1947).

Wanner, H., u. S. Schmucki: Hemmung der Wurzelatmung durch Ausscheidungen des Wurzelsystems. Ber. schweiz. bot. Ges. **60**, 413—425 (1950).

West, P. M.: Excretion of thiamin and biotin by roots of higher plants. Nature (Lond). **144**, 1050—1051 (1939).

Wieland, Th.: Die Retentionsanalyse und ihre Brauchbarkeit zur quantitativen Auswertung von Papierchromatogrammen und Papierionopherogrammen künstlicher Aminosäurengemische. Angew. Chem. A **60**, 313—316 (1948).

Wieland, Th., u. E. Fischer: Die „Retentionsanalyse", eine quantitative Ultramikromethode. Ultramikrobestimmungen von Aminosäuren. Naturwissenschaften **35**, 29 (1948).

Wieland, Th., u. L. Wirth: Retentionsanalyse von Papierelektropherogrammen natürlicher Proteingemische. Angew. Chem. **62**, 473—475 (1950).

Wieland, Th., u. L. Wirth: Über Retentionsanalyse. IV. Quantitative Bestimmung von Aminosäuren mit der verbesserten Retentionstechnik. Angew. Chem. **63**, 171—172 (1951).

Wilbrandt, W.: Secretion and transport of non-electrolytes. Symp. Soc. exp. Biol. 8, 136—162 (1954).

Dr. Burkhard Frenzel,
Botanisches Institut der Technischen Hochschule München,
Freising-Weihenstephan

Planta 55, 208—225 (1960)

Aus dem Systematisch-Geobotanischen Institut und dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Göttingen

UNTERSUCHUNGEN ZUR HITZERESISTENZ VEGETATIVER UND BLÜHENDER PFLANZEN VON *KALANCHOË BLOSSFELDIANA*

Von

O. L. Lange und B. Schwemmle

Mit 7 Textabbildungen

(Eingegangen am 13. April 1960)

Die Blätter der in ihrem physiologischen Verhalten gut bekannten *Crassulacee Kalanchoë blossfeldiana* weisen endogen-tagesperiodische Schwankungen der Hitzeresistenz auf (Schwemmle und Lange 1959a, b), die unter anderem mit dem tagesperiodischen Wechsel der Lichtempfindlichkeit (Bünsow 1953) parallelisiert werden können. Die Widerstandsfähigkeit der *Kalanchoë*-Blätter gegen extrem hohe Temperaturen verdient so als weiteres Merkmal für den Aktivitätswechsel (vgl. dazu Bünning 1956, 1958) dieser qualitativen Kurztagpflanze besondere Beachtung. In der folgenden Arbeit soll deshalb das Resistenzverhalten von *Kalanchoë* weiter analysiert und vor allem die Abhängigkeit der Hitzeresistenz von der *Blattsucculenz*, vom *Alter der Blätter* und von der *Dauer einer induktiven Kurztagsbehandlung* untersucht werden. Unter „Hitzeresistenz" verstehen wir dabei stets die plasmatische oder primäre Resistenz (vgl. Lange 1959); als Maß hierfür verwendeten wir, wie bei derartigen Untersuchungen üblich, den Umfang der nach einer bestimmten Versuchsbehandlung geschädigten Blattbezirke.

I. Methodik

Als Versuchsobjekte dienten jeweils nach Größe und Entwicklungszustand sorgfältig ausgesuchte Topfpflanzen von *Kalanchoë blossfeldiana* (Göttinger Stamm), die im Gewächshaus in Standarderde angezogen und durch Ausgeizen der Achseltriebe einstämmig gehalten wurden. Vorzeitige Blütenbildung wurde wie üblich durch nächtliches Störlicht von 0—2 Uhr verhindert. Nähere Angaben über das Alter der Pflanzen bei Versuchsbeginn, die Bezeichnung der einzelnen Blattwirtel und die Art der Kurztagsbehandlung zur Induktion der Blütenbildung bzw. zur Steigerung des Succulenzgrades finden sich bei den betreffenden Versuchsabschnitten.

Der Succulenzgrad der Blätter verschiedener Insertionshöhe wird in Übereinstimmung mit den früheren *Kalanchoë*-Arbeiten (vgl. Harder und v. Witsch 1941) als Quotient des Wassergehaltes in Gramm, bezogen auf 10 cm^2 einfacher Blattfläche, angegeben. Zur Bestimmung des Trockengewichtes wurden die Blätter bei 105°C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet; die Blattflächen wurden nach Umrißzeichnungen ausplanimetriert.

Zur Bestimmung der Widerstandsfähigkeit der *Kalanchoë*-Blätter gegen hohe Temperaturen wurden zwei verschiedene Methoden nebeneinander benutzt, die im Prinzip bereits von SACHS (1864) eingeführt worden sind, im Anschluß daran immer wieder verwendet wurden und heute als Standardmethoden zur Messung der Hitzeresistenz höherer Pflanzen gelten (vgl. LEVITT 1956, 1958):

a) Bei den meisten Versuchen wurden die Pflanzen im Luftraum erwärmt. Hierzu kamen die Topfpflanzen für die Zeitdauer der Erhitzung in eine Klimakammer mit geregelter Lufttemperatur und -feuchtigkeit. Die Temperatur in der

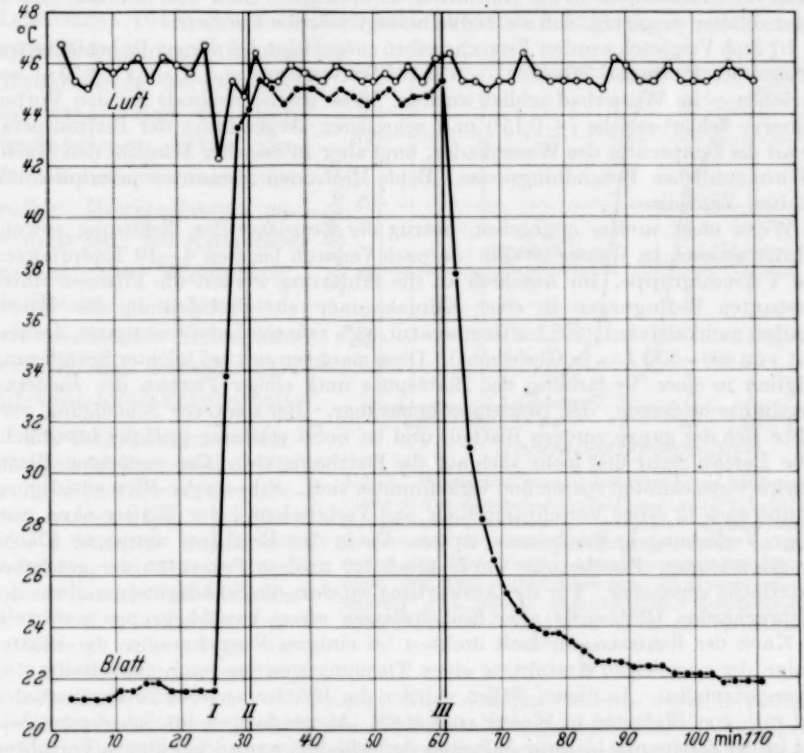

Abb. 1. Lufttemperatur in der Klimakammer und Gewebetemperatur eines *Kalanchoë*-Blattes während eines Erhitzungsversuches. Thermoelektrische Registrierung mit Hilfe eines Sechsfarben-Punktschreibers bei zweiminütiger Punktfolge. Erklärung im Text

Kammer war vorher auf eine bestimmte Höhe einreguliert, die relative Luftfeuchte betrug bei allen Versuchen zur Verminderung einer Transpirationskühlung $95 \pm 5\,\%$. Während der Erhitzung wurden die Lufttemperatur und die Gewebetemperatur einiger *Kalanchoë*-Blätter verschiedener Insertionshöhe thermoelektrisch registriert (zur Methodik vgl. LANGE 1959). Abb. 1 gibt als Beispiel den Temperaturverlauf der Luft in der Klimakammer und den eines Blattes während eines Erhitzungsversuches wieder: Zum Zeitpunkt I wurden die Versuchspflanzen, die sich zunächst bei normaler Zimmertemperatur befanden, in die Kammer eingeschoben. Die Blattemperatur stieg an und erreichte innerhalb von 6 min (bei II) einen etwa gleichbleibenden Wert, der wegen der nicht ganz zu vermeidenden Transpirationskühlung etwas unter dem der Lufttemperatur lag. Vom Ende dieser Vorwärmzeit

an, die 8 min nie überstieg, wurde (ab II) die Erhitzungsperiode gerechnet. In ihr schwankte die Blattemperatur maximal um $\pm 0{,}5°$. Danach (bei III), im geschilderten Beispiel nach 30 min, wurden die Pflanzen aus der Kammer herausgenommen, sie kühlten sich wieder auf Raumtemperatur ab. — Als Erhitzungstemperatur wird stets das Mittel der Blattemperatur während der Erhitzungsperiode angegeben. Die starke Luftumwälzung in der Klimakammer sorgte dafür, daß sich die Blätter verschiedener Insertionshöhe aller Pflanzen einer Versuchsserie gleichmäßig erwärmten (thermoelektrische Kontrollmessungen). Ebenso waren die Unterschiede in der Aufwärmgeschwindigkeit stark und schwach succulenter Blätter so gering, daß sie vernachlässigt werden konnten.

b) Zum Vergleich wurden Versuchsreihen ausgeführt, bei denen die beblätterten Sprosse der *Kalanchoë*-Pflanzen — wie bei Schwemmle und Lange (1959a) beschrieben — im Wasserbad erhitzt wurden. Diese zweite Methode hat den Vorteil kleinerer Fehlerbereiche ($\pm 0{,}15°$) und schnellerer Angleichung der Blattemperatur an die Temperatur des Wasserbades, birgt aber in mancher Hinsicht den Nachteil unnatürlicher Behandlungsweise. Beide Methoden erbrachten prinzipiell die gleichen Ergebnisse.

Wenn nicht anders angegeben, betrug die Zeitdauer der Erhitzung sowohl in Luft als auch in Wasser 30 min. Je nach Versuch bildeten 4—10 Topfpflanzen eine Versuchsgruppe. Im Anschluß an die Erhitzung wurden die Pflanzen unter konstanten Bedingungen in einer Klimakammer zur Beobachtung der Hitzeschäden nachkultiviert (20° Lufttemperatur, 80% relative Luftfeuchtigkeit, Dauerlicht von 400—500 Lux in Gipfelhöhe). Diese machten sich bei leichter Schädigung lediglich in einer Verfärbung der Blattspitze und einiger Partien der vorderen Blatthälfte beiderseits der Blattrippe bemerkbar. Bei stärkerer Schädigung verfärbte sich der ganze vordere Blatteil, und bei noch stärkerer griff der bräunlichgelbe Bereich mehr und mehr auch auf die Blattbasis über. Die verfärbten Blattbezirke vertrockneten später und verkrümmten sich. Sehr starke Hitzeschädigung konnte auch in einer Verschrumpelung und Vertrocknung der Blätter ohne vorherige Verfärbung in Erscheinung treten. Die in der Regel fest umrissene Fläche der geschädigten Blattbezirke wurde geschätzt und in Prozenten der gesamten Blattfläche angegeben. Für die Auswertung wurden die Schädigungsprozente der entsprechenden Blattwirtel aller Einzelpflanzen einer Versuchsgruppe gemittelt.

Nach der Erhitzung in Luft drohten bei einigen Versuchsreihen die Blätter infolge der vorzeitigen Ausbildung eines Trennungsgewebes nach einer Reihe von Tagen abzufallen. In diesen Fällen wurden die Blätter wirtelweise abgenommen und mit dem Blattstiel in Wasser eingestellt. Abweichungen im Schädigungsbild und in der Zeitspanne bis zum Auftreten der Schäden wurden bei diesem Verfahren ebensowenig wie ein Welken innerhalb der Versuchszeit beobachtet.

II. Versuchsergebnisse

1. Hitzeresistenz der Blätter vegetativer (schwach succulenter) und blühender (stark succulenter) Pflanzen

Wie Harder und Mitarbeiter vielfach gezeigt haben (z.B. Harder 1946; v. Denffer 1941), hat die Länge der täglichen Lichtperiode bei *Kalanchoë* nicht nur Bedeutung für die Blütenbildung, sondern sie beeinflußt auch in tiefgreifender Weise die äußere Gestalt der Pflanzen, vor allem Form und Succulenzgrad der Blätter. Langtagexemplare tragen große, löffelförmig gekrümmte, schwach succulente, Kurztagindividuen dagegen kleinere, spatelförmige, stark succulente Blätter.

So erhebt sich nun die Frage, ob diese, durch die photoperiodische Kurztagsbehandlung hervorgerufenen Strukturänderungen, die z.B. mit Verschiebungen in der Zusammensetzung der Zelleiweiße (METZNER 1955, MADAN 1956) und mit Konzentrationsänderungen der Nucleinsäuren (GULICH 1960) Hand in Hand gehen, auch Änderungen der Hitzeresistenz zur Folge haben. Der Gedanke war um so naheliegender, als von einigen Autoren (z.B. HUBER 1935, SAPPER 1935, HENKEL und MARGOLINA 1948) die besonders hohe Widerstandsfähigkeit succulenter gegenüber nichtsucculenten Pflanzenarten hervorgehoben wird, beim Vergleich verschiedener Arten also oftmals hohe Succulenz mit großer Hitzeresistenz gekoppelt ist. Bei *Kalanchoë* besteht die Möglichkeit, die Resistenz unterschiedlich succulenter Exemplare bei *ein und derselben Art* miteinander zu vergleichen.

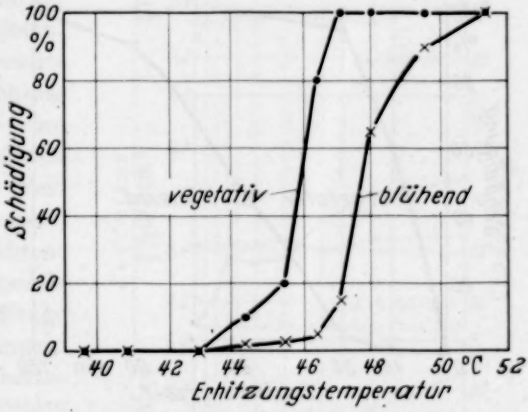

Abb. 2. Blattschädigung vegetativer und blühender Pflanzen von *Kalanchoë bloßfeldiana* nach 30minütiger Erhitzung im Luftraum. Abszisse: Behandlungstemperatur; Ordinate: geschädigte Bezirke in Prozenten der Blattfläche. Angegeben sind die Mittelwerte der sich entsprechenden Blattpaare 8—10 (gezählt von unten, ausschließlich Kotyledonen), deren Hitzeschäden 14 Tage nach der Behandlung bestimmt wurden

Die Versuchspflanzen wurden zunächst unter nichtinduktiven Bedingungen im Gewächshaus herangezogen. Im Alter von 6 Monaten (nach der Ausbildung von 10—11 Blattpaaren) kam ein Teil von ihnen für 7 Wochen in die Kurztagsbedingungen eines 9:15[1] Std Licht-Dunkelwechsels und anschließend wieder zurück in den Langtag. Nach weiteren 5 Wochen waren die Blütenstände der durch Kurztag induzierten Pflanzen voll ausgebildet. Der Succulenzgrad der blühenden Pflanzen (Mittel aus allen Blättern von je 9 Exemplaren) betrug 1,42, der der nichtinduzierten, rein vegetativen 0,65. Beide Pflanzengruppen kamen zunächst zur Dämpfung tagesperiodischer Vorgänge 8 Tage lang in schwaches Dauerlicht unter Klimakammerbedingungen (20° Lufttemperatur, 80% relative Luftfeuchte). Dann wurde in der angegebenen Weise die Hitzeresistenz der Blätter bestimmt.

Abb. 2 zeigt, zusammengefaßt für die noch nicht ausgewachsenen Blattpaare des 8., 9. und 10. Wirtels von unten (ausschließlich Kotyledonen), die Schäden nach halbstündiger Erhitzung bei verschiedenen Temperaturen im Luftraum. Temperaturen bis 44,5°C vertragen die sich im Alter entsprechenden Blattwirtel der blühenden und nichtblühenden Pflanzen ohne wesentliche Schädigung. Die stark succulenten Blätter der blühenden Exemplare werden auch bei 45,5° noch kaum

[1] Die Zeitangabe für die Dunkelperiode ist jeweils unterstrichen.

geschädigt, während die schwach succulenten Blätter der vegetativen bei dieser Temperatur schon eine 20%ige Schädigung aufweisen. Noch deutlicher wird der Unterschied bei 46,5°: Die Blätter der blühenden Pflanzen sind mit 5% weiterhin noch kaum, die der nichtblühenden aber bereits um 80% geschädigt, ein Schädigungsgrad, der von den succulenteren Blättern erst durch Erhitzung auf 49°, also bei einer um fast 3° höheren Temperatur, erreicht wird. Die succulenten Blätter der blühenden Pflanzen sind also bei halbstündiger Erhitzung deutlich widerstandsfähiger als die gleichaltrigen, weniger succulenten nichtblühender Exemplare. Das zeigte sich auch in allen anderen Blattwirteln und wirkte sich auf die Vitalität der ganzen Pflanze aus: Die auf 46,5° erhitzten nichtblühenden Exemplare starben später in ihren oberirdischen Teilen fast vollkommen ab, während die blühenden unbeeinflußt weiter wuchsen. Zu übereinstimmenden Ergebnissen führten mehrfache Wiederholungen der Versuche mit zu anderen Jahreszeiten angezogenem Pflanzenmaterial und Parallelversuche mit Wasserbad-Erhitzung.

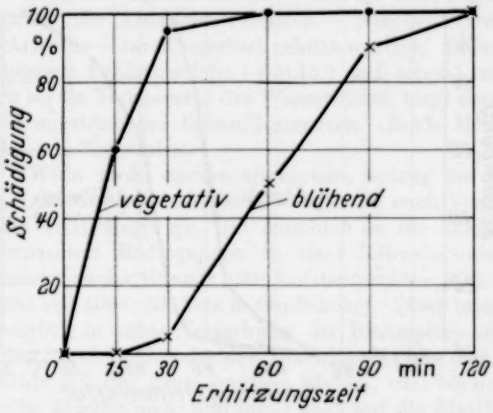

Abb. 3. Blattschädigung vegetativer und blühender Pflanzen von *Kalanchoë bloßfeldiana* nach verschieden langer Erhitzungszeit auf 47,2° (Mitteltemperatur, vgl. Methodik) im Luftraum. Angegeben sind die Mittelwerte aller sich entsprechenden Blattpaare, deren Hitzeschäden 14 Tage nach der Behandlung bestimmt wurden. Ordinate wie bei Abb. 2

Die höhere Widerstandsfähigkeit der blühenden Pflanzen kam nicht nur unter diesen Bedingungen zum Ausdruck, sondern sie trat auch bei längerer oder kürzerer Erhitzungszeit immer wieder deutlich in Erscheinung. Aus fünf entsprechenden Versuchsreihen wurde der Schädigungsverlauf bei $^1/_4$—2stündiger Erhitzung blühender und nichtblühender *Kalanchoë*-Pflanzen auf 47,2° (Mitteltemperatur während der Erhitzungszeit) in Luft ausgewählt und in Abb. 3 dargestellt. Die Unterschiede in der Resistenz treten augenfällig hervor. Sie zeigten sich auch bei noch längerer Einwirkung niedrigerer Temperaturen. So waren die oberen Blattwirtel nach 8stündiger Erhitzung auf 45° bei blühenden, stark succulenten Pflanzen noch so gut wie ungeschädigt, während sie bei vegetativen, schwach succulenten Vergleichspflanzen bereits vollkommen abgetötet waren.

Die induktive Kurztagsbehandlung, die neben der Blütenbildung eine Steigerung der Blattsucculenz zur Folge hat, bedingt bei *Kalanchoë* also eine *erhebliche Erhöhung der Hitzeresistenz.*

2. Abhängigkeit der Resistenzerhöhung von der Dauer der Kurztagsbehandlung

Man könnte nun annehmen, daß die Resistenzerhöhung nach photoperiodischer Induktionsbehandlung bei *Kalanchoë* nur eine Folge der Succulenzsteigerung darstellt und direkt mit der Wassergehaltserhöhung in den Zellen in Verbindung zu bringen ist. Dann müßten Succulenzgrad und Hitzeresistenz nach verschieden starker Induktion weitgehend gleichsinnig verlaufen. Andererseits könnte die Resistenzerhöhung aber auch unabhängig vom Succulenzgrad der Blätter durch die übrigen plasmatischen Veränderungen nach der photoperiodischen Induktion der Blütenbildung bedingt sein. Die folgende Versuchsreihe kann diese Frage einer Entscheidung näher bringen.

Unter Langtagsbedingungen herangezogene *Kalanchoë*-Pflanzen wurden im Alter von ca. 7 Monaten nach der Ausbildung von 13—14 Blattpaaren in Gruppen von je 20 Exemplaren verschieden lang (1—21 Tage) 9stündigem Kurztag ausgesetzt. Der Beginn der Kurztagsbehandlung wurde so gestaffelt, daß sie bei allen Gruppen zur gleichen Zeit beendet war. Bei einem Teil des Materials wurde dann unmittelbar anschließend die Hitzeresistenz bestimmt, während der andere Teil noch weitere 7 Wochen unter Langtagsbedingungen in Kultur blieb. Parallel zu den Resistenzbestimmungen wurde an 4 Pflanzen jeder Gruppe der Succulenzgrad der Blätter ermittelt.

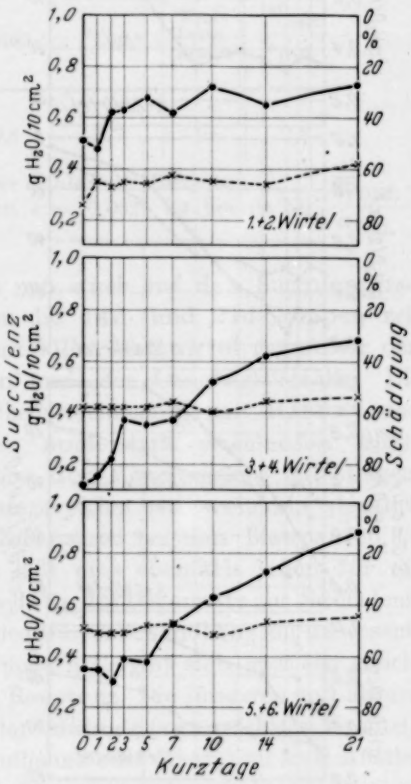

Abb. 4. Blattschädigung (●——●) durch 30minütige Erhitzung im Luftraum auf 46,0° und Succulenzgrad der Blätter (×·····×) unmittelbar nach dem Ende einer verschieden langen Kurztagsbehandlung bei *Kalanchoë bloßfeldiana*. Die Werte der Blätter von je 2 Wirteln wurden zusammengefaßt und als Wirtel 1 die beiden über der Gipfelknospe noch geschlossenen, etwa 5 mm langen Blätter gezählt. Abszisse: Dauer der induktiven 9:15 Std-Kurztagsbehandlung (0 = unbehandelte Kontrolle); Ordinate: Blattsucculenz (links) und Hitzeschädigung (rechts, Bestimmung 7 Tage nach der Erhitzung)

In Abb. 4 sind die Ergebnisse der ersten Bestimmung für die oberen Blattpaare dargestellt, und zwar wurden Schädigungs- und Succulenzgrad jeweils für zwei aufeinanderfolgende Wirtel zusammengefaßt [1]. Unmittelbar nach Ende der

[1] Zählung der Wirtel von oben nach unten. Wirtel Nr. 1: oberstes, zu Beginn der Induktionszeit über dem Vegetationskegel noch geschlossenes, etwa 5 mm langes Blattpaar. Bei dieser Zählung war das 5. oder 6. (7.) Blattpaar eben ausgewachsen.

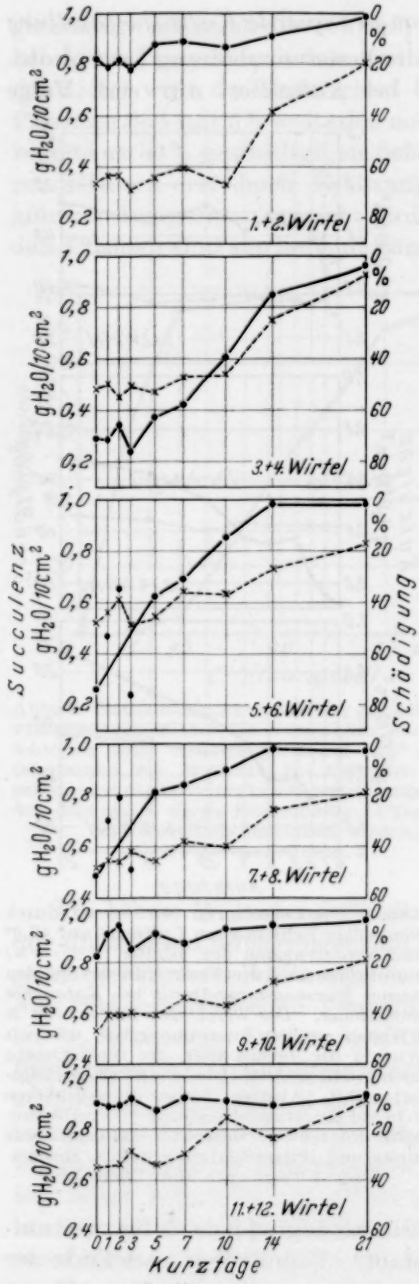

Abb. 5. Wie Abb. 4, Bestimmung von Blattschädigung und Succulenzgrad, aber 7 Wochen nach dem Ende der induktiven Kurztagsbehandlung

Kurztagsbehandlung läßt sich noch in keiner der Gruppen in irgendeinem Blattwirtel eine eindeutige Zunahme der Succulenz erkennen. Die 10 bzw. 14 Tage lang vorher im 9 Std-Tag gehaltenen Pflanzen unterscheiden sich im Succulenzgrad nicht wesentlich von den nur ein oder zwei Tage lang induzierten oder von den ausschließlich im Langtag aufgezogenen Kontrollen. Allenfalls in der 21d-Gruppe macht sich eine leichte Succulenzerhöhung bemerkbar. Ganz anders verhält sich dagegen die Hitzeresistenz der Blätter: Bei den Blattpaaren 3/4 und 5/6 fällt eine deutliche Abnahme der Schädigung (also Zunahme der Hitzeresistenz) mit der Dauer der vorausgegangenen Kurztagsbehandlung auf. Diese Resistenzsteigerung ist (mit der nötigen Vorsicht gegenüber einer statistischen Behandlung von Schätzwerten) beispielsweise für die höchstempfindlichen Blattpaare 3/4 von der 10tägigen Kurztagsbehandlung ab gegenüber der unbehandelten Kontrolle nach der 3σ-Regel statistisch gesichert (Tabelle 1). Im Wirtel 5/6 liegt der Schädigungsgrad der Blätter in den Gruppen mit 0- bis 5tägiger Induktion zwischen 60 und 70%, fällt dann bei der 14d-Gruppe auf etwa 30% ab und beträgt bei den Pflanzen, die 21tägiger Kurztagsbehandlung ausgesetzt waren, nur noch 10%. Nicht so deutlich zeigt sich die Resistenzzunahme im 1. und 2. Wirtel.

Sieben Wochen nach Abschluß der photoperiodischen Behandlung, bei der zweiten Bestimmung

Tabelle 1. *Statistische Sicherung* (nach KOLLER 1953) *der Hitzeresistenzzunahme des 3. und 4. Blattwirtels unmittelbar nach dem Abschluß einer 10tägigen Kurztagsbehandlung bei Kalanchoë* (vgl. Abb. 4)

Anzahl der Kurztage	Blattschädigung (%), Mittelwerte (M) mit mittlerem Fehler	$M_{Diff.}$[1]	$\sigma_{Diff.}$[2]	Freiheitsgrade	$\frac{M_{Diff.}}{\sigma_{Diff.}}$
0	$88{,}3 \pm 4{,}8$	40,8	5,7	10	7,2
10	$47{,}5 \pm 3{,}1$				

[1] Differenz der Mittelwerte. [2] Mittlerer Fehler der Differenz.
Die Überschreitungswahrscheinlichkeit $\varepsilon = 0{,}0027$ ist bereits bei $\frac{M_{Diff.}}{\sigma_{Diff.}} = 3{,}96$ erreicht.

(Abb. 5), haben sich die Kurztage nun auch auf den Succulenzgrad der Blätter ausgewirkt. Vor allem die 14d- und 21d-Gruppen zeigen eine deutlich erhöhte Succulenz aller Blattwirtel gegenüber den weniger lang induzierten Gruppen und der Langtagkontrolle. Die Succulenzzunahme ist dabei in Übereinstimmung mit HARDER und v. WITSCH (1941) bei den jüngeren, noch stark wachsenden Blattpaaren am größten. — Die Zunahme der Hitzeresistenz mit steigender Anzahl der erhaltenen Kurztagszyklen ist weiterhin deutlich und zeigt sich auch nach dieser Zeitspanne bei den Blattpaaren 3/4 und 5/6 am ausgeprägtesten. Sie läßt sich ebenfalls schon für die 10d-Gruppe statistisch sichern (Tabelle 2), im Gegensatz zur Succulenz, die bis zu dieser Dauer der photoperiodischen Behandlung nur unwesentlich ansteigt. Erst von der 10d-Gruppe ab ergibt sich jetzt ein gleichsinniger Verlauf von Succulenz und Resistenz. Die jüngeren und älteren Blätter sind im allgemeinen widerstandsfähiger (vgl. nächstes Kapitel), und bei ihnen ist nur noch ein undeutlicher oder überhaupt kein Anstieg der Schädigungskurve mehr zu erkennen.

Die Ergebnisse zeigen, daß nach verschieden starker photoperiodischer Induktion bei *Kalanchoë* wohl Beziehungen zwischen Hitze-

Tabelle 2. *Statistische Sicherung der Hitzeresistenzzunahme des 3. und 4. Blattwirtels 7 Wochen nach dem Abschluß einer 10tägigen Kurztagsbehandlung bei Kalanchoë* (vgl. Abb. 5)

Anzahl der Kurztage	Blattschädigung (%), Mittelwerte (M) mit mittlerem Fehler	$M_{Diff.}$[1]	$\sigma_{Diff.}$[2]	Freiheitsgrade	$\frac{M_{Diff.}}{\sigma_{Diff.}}$
0	$71{,}4 \pm 3{,}4$	32,9	6,1	34	5,4
10	$38{,}5 \pm 5{,}1$				

[1] Differenz der Mittelwerte. [2] Mittlerer Fehler der Differenz.
Die Überschreitungswahrscheinlichkeit $\varepsilon = 0{,}0027$ ist bereits bei $\frac{M_{Diff.}}{\sigma_{Diff.}} = 3{,}24$ erreicht.

resistenz und Succulenzgrad der Blätter in dem Sinne bestehen, daß zunehmende Succulenz auch mit steigender Widerstandsfähigkeit verbunden ist. Bezeichnenderweise setzt aber die Resistenzsteigerung bei den mittleren Blattpaaren 3—6 nach der Kurztagsbehandlung in Abhängigkeit von der Stärke der Induktion schon früher ein als die Zunahme der Succulenz. Schon zu einem Zeitpunkt, an dem sich nach der Kurztagsbehandlung weder im Succulenzgrad der Blätter noch in ihrem Wassergehalt (bezogen auf Trockengewicht) Veränderungen bemerkbar machen, wirkt sich die photoperiodische Induktion in einer Erhöhung der Hitzeresistenz aus. Zumindest in der ersten Phase nach der Induktion kann die Hitzeresistenzsteigerung also nicht als die Folge erhöhter Succulenz angesehen werden, sondern sie stellt eine *davon unabhängige Reaktion* dar.

3. Abhängigkeit der Hitzeresistenz vom Blattalter

Schon aus den im vorigen Kapitel beschriebenen Versuchsergebnissen geht hervor, daß die Blätter einer *Kalanchoë*-Pflanze hinsichtlich ihres Resistenzverhaltens nicht alle gleichwertig sind. Nach photoperiodischer Behandlung reagieren besonders die Wirtel 3—6 mit einer starken Resistenzerhöhung. In diesem Wirtelbereich zeigten sich auch die endogen-tagesperiodischen Hitzeresistenzschwankungen am deutlichsten; im jüngsten und älteren Bereich der Pflanze ließen sie sich nicht oder nur noch undeutlich nachweisen (Schwemmle und Lange 1959a). Am eindrucksvollsten macht sich der Alterszustand der Blätter aber in der Höhe der Resistenz bei vegetativen Pflanzen bemerkbar.

Tabelle 3. *Lage des Hitzeresistenz-Minimums innerhalb der verschieden alten Blattwirtel vegetativer Kalanchoë-Pflanzen. Angegeben sind die einzelnen Blattwirtel (gezählt von oben nach unten) und die Anzahl der Einzelpflanzen (in Prozent aller untersuchten 413 Exemplare), bei denen sich das Resistenzminimum in dem jeweiligen Wirtel befand*

Gipfelknospe	0,0%
Wirtel 1	1,7%
Wirtel 2	7,5%
Wirtel 3	40,2%
Wirtel 4	43,1%
Wirtel 5	6,5%
Wirtel 6	1,0%
Wirtel 7 usw.	0,0%

Bezeichnenderweise ändert sich die Widerstandsfähigkeit der Blätter vegetativer *Kalanchoë*-Pflanzen nicht gleichsinnig mit zunehmendem Blattalter, also mit abnehmender Insertionshöhe der Wirtel. In einem bestimmten Wirtelbereich befinden sich die Blätter in einer besonders empfindlichen Phase, so daß es hier zur Ausbildung eines Resistenzminimums (= Schädigungsmaximums) kommt. Weiter stengelaufwärts und stengelabwärts nimmt die Resistenz jeweils wieder zu. Dieses Resistenzminimum lag beim größten Teil aller untersuchten vegetativen

Pflanzen (insgesamt 413) im 3. oder 4. Blattwirtel[1], nur selten verschob es sich auf den 2. oder 5. Wirtel, trat einige Male im 1. oder 6. Wirtel auf, wurde aber niemals darunter beobachtet (Tabelle 3)[2]. Dabei erwies sich die Lage des Minimums als weitgehend unabhängig vom Alter der Pflanzen (ganz junge und alte, überständige Exemplare ausgeschlossen, die sehr unregelmäßiges Verhalten zeigten), von der Tages- bzw. Jahreszeit und von der Erhitzungstemperatur bzw. von der Erhitzungszeit. Der bei den mehr als 25 Versuchsreihen festgestellte typische Resistenzverlauf soll an einem Beispiel erörtert werden (Abb. 6 unten).

Dieser Versuch wurde an 8 Monate alten, rein vegetativen Pflanzen ausgeführt, die 15 bis 17 Blattwirtel ausgebildet hatten (die untersten waren bereits abgefallen). Die Pflanzen wurden im Luftraum auf 45,5° erhitzt, und zwar in Gruppen verschieden lange zur Erfassung des günstigsten Schädigungsbereiches.

Das Maximum der Empfindlichkeit tritt besonders ausgeprägt bei 25- und 35-minütiger Einwirkungszeit in Erscheinung; beidemal erwiesen sich die Blätter des 3. Wirtels als am stärksten geschädigt. Zu den älteren und jüngeren Blattwirteln fällt die Schädigungskurve steil ab. Bei Erhitzungszeiten über 45 min und unter 15 min

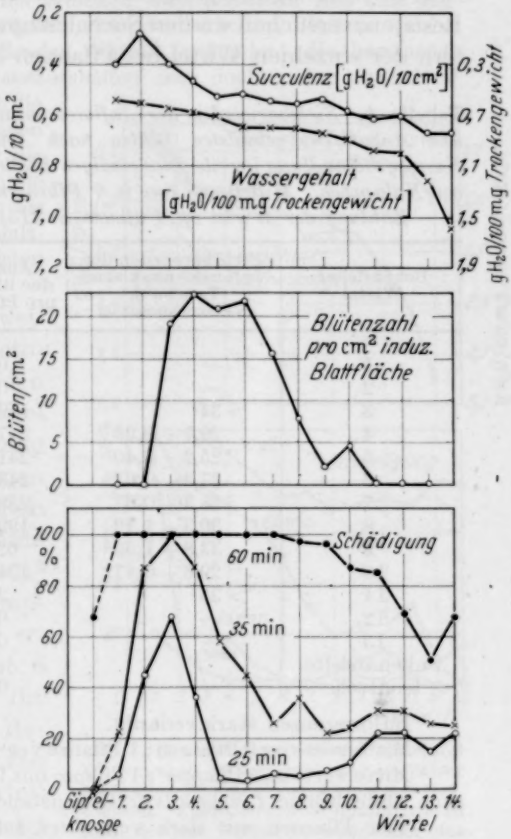

Abb. 6. Hitzeresistenz, photoperiodische Empfindlichkeit, Succulenzgrad und Wassergehalt der verschieden alten Blätter vegetativer Pflanzen von *Kalánchoë bloßfeldiana*. Als Wirtel 1 wurde das über der Gipfelknospe noch geschlossene jüngste Blattpaar gezählt; Mittelwerte von jeweils 4 bis 6 Pflanzen. *Unten:* Blattschädigung nach verschieden langer Erhitzung auf 45,5° im Luftraum; Bestimmung der Schäden 14 Tage nach der Erhitzung. *Mitte:* Anzahl der gebildeten Blüten, bezogen auf die Fläche des Blattwirtels, der jeweils allein einer 30tägigen Kurztagsbehandlung ausgesetzt war (vgl. Text). *Oben:* Succulenzgrad der einzelnen Wirtel (links) in Gramm Wassergehalt pro 10 cm² einfacher Blattfläche, und Wassergehalt (rechts) in Gramm pro 100 mg Trockengewicht

[1] Zur Zählung vgl. Fußnote S. 213.

[2] Ganz ähnliche Verhältnisse zeigten sich auch an den Blattwirteln der Nebenachsen bei verzweigten Exemplaren.

verwischen sich die Unterschiede — so sind bei 60minütiger Einwirkungszeit alle Blätter vom 1.—7. Wirtel zu 100% geschädigt, eine Differenzierung des Schädigungsgrades ist hier nicht mehr möglich. — Parallel zu den Resistenzversuchen wurden Succulenzgrad und Wassergehalt an den Blättern der einzelnen Wirtel bei Pflanzen aus der gleichen Serie bestimmt (Abb. 6 oben). Wie nach den Beobachtungen von Harder und v. Witsch (1941) zu erwarten, nehmen beide Größen an der Pflanze von den älteren zu den jüngeren Blättern ab — ohne daß also eine Parallele zu ihrer Widerstandsfähigkeit gegenüber hohen Temperaturen erkennbar ist.

Tabelle 4. *Sichtbarwerden der Infloreszenzanlagen und Anzahl der gebildeten Blüten nach 30tägiger Kurztagsbehandlung jeweils eines einzigen Blattwirtels von Kalanchoë. Mittelwerte von je 6 Pflanzen (zur Zählung der Wirtel vgl. Fußnote S. 213)*

Behandelter Wirtel	Sichtbarwerden der Infloreszenzanlagen (Tage nach Versuchsbeginn)	Anzahl der Blüten pro Pflanze
1	—	0
2	—	0
3	>34[1]	179,8
4	$29{,}7 \pm 0{,}96$	247,5
5	$25{,}2 \pm 0{,}40$	241,8
6	$27{,}3 \pm 0{,}62$	243,8
7	$28{,}3 \pm 0{,}67$	239,7
8	$30{,}3 \pm 1{,}12$	199,0
9	$33{,}8 \pm 1{,}59$[2]	62,7
10	$29{,}6 \pm 0{,}87$[3]	174,3
11	>35[4]	2
12	—	0
13	—	0
Unbehandelte Kontrolle	—	0

[1] Infloreszenzen stark verlaubt.

[2] Mittelwert von 5 Pflanzen; 1 Pflanze vegetativ.

[3] Mittelwert von 5 Pflanzen; 1 Pflanze mit Dichasium ohne Blüten („vegetativer Blütenstand").

[4] Vier Pflanzen mit stark verlaubten Infloreszenzen; 2 Pflanzen vegetativ.

Eine gewisse Beziehung kann dagegen zwischen dem Resistenzverhalten der Blätter verschiedener Insertionshöhe und ihrer photoperiodischen Empfindlichkeit vermutet werden. Bekanntlich reagieren bei *Kalanchoë* in vegetativem Zustand nicht alle Blätter in gleicher Stärke auf eine die Blütenbildung induzierende Kurztagsbehandlung, sondern ein bestimmter mittlerer Altszustand ist besonders empfindlich. Alte und ganz junge Blätter sind photoperiodisch träger als die mittelgroßen, stark wachsenden. Da im tagesperiodischen Verlauf der Zeitabschnitt geringster Hitzeresistenz mit dem der größten (fördernden) Lichtempfindlichkeit hinsichtlich der Blütenbildung zusammenfällt (Schwemmle und Lange 1959a, b), wäre es denkbar, daß auch beim Vergleich verschieden alter Blätter einer Pflanze der Wirtelbereich geringster Resistenz und der Bereich der größten photoperiodischen Sensibilität zusammentreffen.

Zur näheren Prüfung dieser Frage wurden etwa 6 Monate alte vegetative *Kalanchoë*-Pflanzen in Sechsergruppen zusammengefaßt, bei denen jeweils ein bestimmter Blattwirtel 30 Tage lang einem hinsichtlich der Blütenbildung optimal

induktiven 9:15 Std-Tag (HAUSCHILD 1943) ausgesetzt wurde. Dies geschah durch Überziehen bzw. Abnehmen schwarzer, lichtundurchlässiger Stoffsäckchen zu den entsprechenden Tageszeiten (vgl. HARDER und v. WITSCH 1941, HARDER 1954). Die übrigen Teile der Pflanzen erhielten während dieser Zeit eine tägliche Lichtdauer von 13 Std, um bei den nicht verdunkelten Blättern (insbesondere bei den über den betreffenden Wirteln stehenden) die hemmende Wirkung des Langtages möglichst auszuschalten oder doch gering zu halten[1] (vgl. hierzu HARDER 1953, 1954). Auch die Nachkultur erfolgte aus diesen Gründen im 13 Std-Tag. Als Merkmale für die Stärke der Kurztagsinduktion wurden wie üblich die Zeit vom Versuchsbeginn bis zum Sichtbarwerden der Blütenstandsanlagen und die Anzahl der gebildeten Blüten gewertet.

Beide Kriterien (Tabelle 4) weisen auf ein Maximum der photoperiodischen Induktion bei den Pflanzen hin, deren 4.—7. Wirtel von oben der Kurztagsbehandlung unterworfen war. Bezieht man die Zahl der gebildeten Blüten auf die Fläche der verdunkelten Blattspreiten, um einen Anhalt[2] für die photoperiodische Empfindlichkeit der Blattfläche zu erlangen, so ergibt sich die in Abb. 6 (Mitte) dargestellte Kurve. Ihr Gipfel ist breiter als der der Resistenzkurve vegetativer Pflanzen und liegt in den tieferen Wirtelbereich hinein verschoben[3]. So zeigt

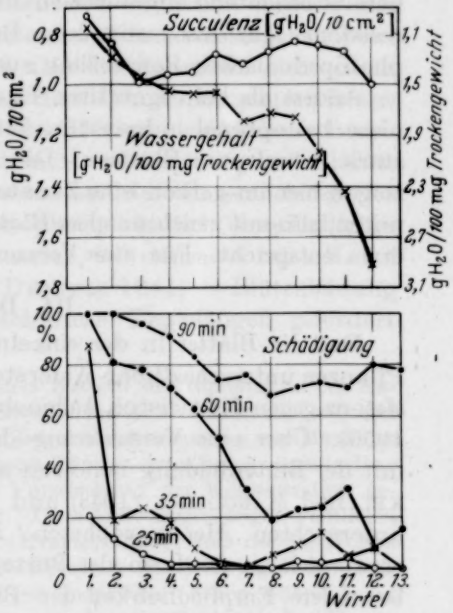

Abb. 7. Hitzeresistenz, Succulenzgrad und Wassergehalt der verschieden alten Blätter blühender Pflanzen von *Kalanchoë bloßfeldiana*. Abszisse und Ordinaten wie in Abb. 6. Als Wirtel 1 wurde hier das Blattpaar gezählt, in dessen Achseln das Dichasium entstanden ist. Bestimmung der Hitzeschädigung 14 Tage nach der Erhitzung

[1] Die kritische Tageslänge, bei der die obere Grenze der günstigen Kurztagseinwirkung erreicht ist und der hemmende Einfluß des Langtages beginnt, liegt bei unserem *Kalanchoë*-Stamm unter mittleren Temperaturbedingungen bei $12^1/_2$ Std.

[2] Allerdings kann nach den Ergebnissen von HARDER (1944) keine direkte Proportionalität zwischen der Größe der Blattfläche, die induktiven Bedingungen ausgesetzt war, und der Anzahl der gebildeten Blüten erwartet werden. Außerdem hängt der Blüherfolg von der Länge der Strecke ab, über die der „Blühimpuls" im Stengel zum Vegetationspunkt geleitet werden muß. Auch muß berücksichtigt werden, daß insbesondere die jüngsten Blätter während der Induktionsbehandlung beträchtlich wachsen. Die exakte Erfassung der induktiven Empfindlichkeit einer Blattspreite ist also äußerst schwer, und die in Abb. 6 gezeichnete Kurve kann nur einen Anhalt geben.

[3] Ein Entblätterungsversuch, bei dem alle Blattpaare bis auf jeweils einen Wirtel entfernt wurden, führte zu übereinstimmenden Ergebnissen.

der 2. Blattwirtel schon eine bedeutend niedrigere Resistenz als der 1., seine Kurztagsbehandlung hatte aber noch keinerlei Blüherfolg und bewirkte nur bei einem Exemplar eine sog. „vegetative Infloreszenz" (Dichasium ohne Blüten). Andererseits ist die photoperiodische Empfindlichkeit der Blätter in den eben ausgewachsenen Wirteln 6 und 7 noch recht hoch, während ihre Widerstandsfähigkeit gegen hohe Temperaturen bereits bedeutend zugenommen hat. Der Bereich der geringsten Hitzeresistenz fällt also mit dem Beginn und dem steilen Anstieg der photoperiodischen Sensibilität zusammen.

Anders als bei vegetativen Exemplaren liegen die Resistenzverhältnisse bei optimal induzierten, blühenden Pflanzen mit ausschließlich stark succulenten Blättern. Die Laubblätter unter dem Blütenstand zeigen hier im ganzen eine Zunahme der Hitzeresistenz von oben nach unten, also mit zunehmendem Blattalter, die der Wassergehaltszunahme etwa entspricht. Für eine Versuchsserie ist das in Abb. 7 dargestellt.

III. Diskussion

Daß die Blätter in den einzelnen Entwicklungsstadien der höheren Pflanzen unterschiedliche Widerstandsfähigkeit besitzen, ist für die Resistenz gegen die meisten Außeneinflüsse bekannt (Literatur bei Levitt 1956). Über eine Veränderung der Hitzeresistenz im Zusammenhang mit der Blütenbildung berichten aber unseres Wissens bisher nur Henkel und Margolina (1948) und Henkel (1949). Bei den von ihnen untersuchten „Hemixerophyten" *Falcaria rivini* und *Salvia dumetorum* ergab sich im Stadium der Blütenknospenbildung und der Blüte eine besondere Empfindlichkeit der Blätter gegen Überhitzung und gegen Wasserentzug, die durch eine Abnahme des Viskositäts- und Elastizitätsgrades des Plasmas erklärt wird. Die Resistenzänderung verläuft hier also gerade umgekehrt wie bei *Kalanchoë*.

Auch bei den mesophytischen (z. B. *Lactuca sativa*), xerophytischen (z. B. *Veronica incana*) und succulenten Versuchsarten *(Sedum spurium, Echeveria desmetiana, Mamillaria wildii)* wiesen die Verfasser in der Blühperiode ein rasches Absinken der Plasmaviscosität nach; gleichzeitig machte sich ein Anstieg des Gehaltes an „gebundenem Wasser" bemerkbar. Im einzelnen werden für diese Pflanzen jedoch keine Angaben über die Hitzeresistenz gemacht.

Bei der Kurztagpflanze *Kalanchoë bloßfeldiana* wird durch die Einwirkung von Kurztagen nicht nur der Übergang zur Blütenbildung induziert, sondern auch eine erhebliche Steigerung der Blattsucculenz hervorgerufen. Die vorliegenden Versuche haben gezeigt, daß schon nach wenigen Kurztagen ein deutlicher Anstieg der Hitzeresistenz zu beobachten ist, also lange bevor die Blütenknospen angelegt werden und bevor eine Succulenzzunahme der Blätter faßbar wird. Mindestens in diesem etwa 10 Tage umfassenden Zeitabschnitt ist der Resistenzanstieg also als unmittelbare Folge der schon sofort nach dem Beginn

einer Induktionsbehandlung einsetzenden Vorgänge und Stoffwechselumstimmungen in den Blättern und im Vegetationskegel anzusehen. Man könnte an Wasserzustandsänderungen des Plasmas denken, nachdem sich Hydratationsgrad und -muster als wichtige, die Resistenz beeinflussende Größen erwiesen haben (Bogen 1948, Levitt 1956, Christophersen und Precht 1953, Henkel und Margolina 1948). — In den späteren Stadien der photoperiodischen Induktion ergaben sich zwar Parallelen zwischen der Hitzeresistenz und dem Wassergehalt bzw. dem Succulenzgrad der Blätter. Daß aber die Succulenz nicht allein die Ursache der Hitzeresistenzerhöhung darstellen kann, geht auch aus der unterschiedlichen Empfindlichkeit der Blätter verschiedener Insertionshöhe hervor, die nur zum Teil dem Succulenzgrad parallel läuft. Eine weitere Analyse dieser Frage wäre aus der Untersuchung des Resistenzverhaltens nicht succulenter photoperiodisch empfindlicher Arten und solcher Succulenten zu erwarten, bei denen — wie z.B. bei Langtagarten der Gattung *Sedum* (v. Denffer 1941) — Blütenbildung und Succulenzsteigerung durch verschiedene Tageslängen gefördert werden.

Über die im Vegetationspunkt und in den Blättern der Gipfelregion bei *Kalanchoë* ablaufenden Änderungen der Zelleiweiße und ihrer Bausteine während und nach einer photoperiodischen Induktion liegen Untersuchungen von Metzner (1955) und Madan (1956) vor. Bei vegetativen Pflanzen setzt bereits unmittelbar nach Beginn der Kurztagsbehandlung eine Verschiebung der Konzentration gewisser Proteine und freier Aminosäuren ein. Diese Änderungen zeigen Parallelen zu Schwankungen der Katalase-Aktivität (Hibbard 1937) und des p_H-Wertes (Garner, Bacon und Allard 1924) im Blattpreßsaft der Kurztagpflanze *Soja* im Zusammenhang mit der photoperiodischen Induktion. Schon während der ersten Induktionstage treten also Veränderungen der physikochemischen Eigenschaften der Plasmaeiweiße und Verschiebungen im Konzentrationsverhältnis der einzelnen Proteinkomponenten und der Nucleinsäuren (Gulich 1960) auf. Zeitlich parallel hierzu verläuft die Hitzeresistenzzunahme in den Blättern von *Kalanchoë*. Eine direkte Abhängigkeit der Resistenzerhöhung von den durch Metzner und Madan festgestellten Änderungen ist allerdings wohl kaum anzunehmen. Diese Vorgänge zeigen nämlich schon in der ersten Phase der Induktion keinen gleichsinnigen Verlauf, sondern die Konzentrationskurven durchlaufen mehrere Wendepunkte. Auch lassen sich die Veränderungen der Eiweißzusammensetzung vom 8. bis 30. Induktionstag nicht direkt an die Vorgänge der ersten Tage anschließen. Im Gegensatz dazu zeigt die Hitzeresistenz vom Beginn der Induktion an bis zur Ausbildung der Blüten einen gleichsinnigen Anstieg.

Parallelen zum Hitzeresistenzverhalten von *Kalanchoë* finden sich bezüglich der Kälteresistenz bei einer ganzen Reihe von Pflanzen, deren Frosthärte durch Änderung der täglichen Lichtzeit beeinflußt wird (Literaturzusammenstellung bei Levitt 1956).

Die ersten Angaben über die Abhängigkeit der Hitzeresistenz vom Alter der Blätter finden sich bereits bei Sachs (1864). Er und andere Autoren (vgl. Levitt 1956) fanden bei mehreren Objekten die eben ausgewachsenen Blätter als am empfindlichsten. Diese Befunde zeigen

Ähnlichkeit mit dem Verhalten von *Kalanchoë*, allerdings liegt hier das Resistenzminimum weiter in den jüngeren Bereich hinein verschoben: Die empfindlichsten Blätter des 3. und 4. Wirtels (vgl. Fußnote S. 213) sind noch nicht voll ausgewachsen, sie haben etwa die Hälfte ihrer endgültigen Länge erreicht. Die Erscheinung eines Resistenzminimums beim Vergleich verschieden hoch inserierter Blätter eines Sprosses scheint aber durchaus nicht allgemein aufzutreten. Für eine ganze Reihe von verschiedenen Arten wird ein gleichsinniger Abfall des Resistenzgradienten vom jungen zum alten Gewebe — oder auch umgekehrt — angegeben (Literatur bei Paech und Eberhardt 1956, Fischer 1950, Levitt 1956). Als Grund für die Hitzeresistenzunterschiede verschieden alter Blätter könnten altersbedingte plasmatische Veränderungen verantwortlich gemacht werden, wie sie nach Fischer (1950) und Paech und Eberhardt (1956) in Änderungen der Viscosität, des Kalium-Calciumgehaltes (Werk 1954), der Permeabilitätseigenschaften oder etwa des osmotischen Zellsaftwertes in Erscheinung treten. In einigen Fällen zeigen diese Größen mit zunehmender Insertionshöhe einen Verlauf, der Ähnlichkeit mit dem Hitzeresistenzverhalten vegetativer *Kalanchoë*-Pflanzen aufweist (z.B. die Plasmaviscosität bei *Saponaria calabrica* nach Stålfelt 1954, Permeabilitätsverhältnisse bei *Helodea* nach Marklund 1936). Entsprechende Bestimmungen an *Kalanchoë* fehlen aber bisher, so daß direkte Vergleiche nicht möglich sind.

Dagegen liegen Untersuchungen über die Verteilung der freien Aminosäuren in den Blättern vegetativer *Kalanchoë*-Pflanzen durch Madan (1956) vor. Er untersuchte drei Blattregionen getrennt voneinander, die obersten 4—5 makroskopisch sichtbaren Blattpaare, die mittleren Blätter des 7./8. und die alten Blätter des 2./3. Wirtels von unten (insgesamt 13—18 Blattpaare an der Pflanze). Es ergaben sich z.T. erhebliche Unterschiede in der Menge der einzelnen Aminosäuren und Amide in diesen drei Regionen. Die mittleren Blätter aus der Zone maximaler photoperiodischer Sensibilität wiesen die geringste Gesamtkonzentration freier Aminosäuren gegenüber den jüngeren und älteren Blättern auf. Auch diese Ergebnisse zeigen, daß sich die Blätter der einzelnen Wirtelbereiche in verschiedenen stoffwechselphysiologischen Zuständen befinden.

Nach Richards (1934) ist es nicht immer statthaft, aus Unterschieden im Verhalten verschieden hoch inserierter, also verschieden alter Blätter eines Sprosses auf entsprechend verlaufende Änderungen während des Älterwerdens eines Einzelblattes zu schließen. Der jeweilige Zustand eines Blattes ist nicht nur von seinem eigenen Alter abhängig, sondern auch vom Alter des Vegetationspunktes, an dem es gebildet wurde. Der charakteristische Verlauf der Hitzeresistenz trat bei vegetativen *Kalanchoë*-Pflanzen unterschiedlichen Alters nun aber stets in gleicher Weise und im gleichen absoluten Temperaturbereich auf. Das Alter des Vegetationspunktes spielt in diesem Fall also keine wesentliche Rolle. Auch Unterschiede in Ernährungs- und Wasserhaushaltsbedingungen in verschiedener Insertionshöhe können den Resistenz-

verlauf nicht erklären. Es ist damit also offensichtlich, daß jedes einzelne Blatt einer vegetativen *Kalanchoë* während seiner Entwicklung die charakteristische Resistenzschwankung mit einer besonders hitzeempfindlichen Phase durchläuft. Dieser Zeitabschnitt fällt mit der beginnenden photoperiodischen Sensibilität zusammen. Seine photoperiodische Empfindlichkeit behält es dann aber auch noch bei, wenn seine Hitzeempfindlichkeit schon wieder niedriger geworden ist. Dieses Verhalten zeigt eine auffallende Parallele zum tagesperiodischen Hitzeresistenzverlauf der Blätter (Schwemmle und Lange 1959a, b). Hier wird die geringste Resistenz etwa in der Mitte der Lichtperiode erreicht, die erste Hälfte der Lichtzeit zeichnet sich aber im ganzen durch eine höhere Empfindlichkeit aus als die zweite. Diese erste Hälfte der Lichtphase ist nun aber gerade durch den Anstieg der Lichtempfindlichkeit hinsichtlich der Blütenbildung charakterisiert. Sowohl beim tagesperiodischen Aktivitätswechsel als auch während der Altersentwicklung ist also der Zeitabschnitt des Anstieges und des frühen Höchstwertes der Lichtempfindlichkeit durch besonders niedrige Hitzeresistenz ausgezeichnet.

So hat sich die Widerstandsfähigkeit gegen extrem hohe Temperaturen nicht nur als Ausdruck für den in der Pflanze ablaufenden tagesperiodischen Aktivitätswechsel erwiesen, sondern auch als empfindlicher Indicator für die im Zusammenhang mit der Ausbildung der photoperiodischen Sensibilität während der Entwicklung und mit der photoperiodischen Induktion in den Blättern ablaufenden Stoffwechselvorgänge.

Zusammenfassung

Die Untersuchung der Hitzeresistenz vegetativer und blühender Pflanzen der *Crassulacee Kalanchoë bloßfeldiana* (Kurztagpflanze) durch Erwärmen im Luftraum oder im Wasserbad und Bestimmung der geschädigten Blattbezirke hat ergeben:

1. Die stark succulenten Blätter blühender Pflanzen weisen eine wesentlich höher liegende Temperaturgrenze ihrer Widerstandsfähigkeit auf. Bei vegetativen, schwach succulenten Pflanzen hat beispielsweise schon eine 30minütige Erhitzung auf 47° C vollkommene Blattschädigung zur Folge, bei blühenden Exemplaren dagegen erst eine solche auf etwa 50° C.

2. Schon eine 10tägige Kurztagsbehandlung, die sich in der Blattsucculenz kaum bemerkbar macht, bewirkt eine gesicherte Steigerung der Hitzeresistenz. Erst nach stärkerer Induktion verlaufen Hitzeresistenz und Blattsucculenz etwa gleichsinnig. Mindestens während der ersten Induktionsphase ist also die Resistenzerhöhung ein von der Succulenzsteigerung unabhängiger Vorgang.

3. Die *Kalanchoë*-Blätter durchlaufen während ihres Wachstums ein besonders temperaturempfindliches Stadium. Am empfindlichsten reagieren bei vegetativen Pflanzen die noch stark wachsenden jungen Blätter, während die Gipfelknospe und jüngsten Blättchen sowie die ausgewachsenen Blätter resistenter sind. Der Entwicklungsabschnitt geringer Resistenz fällt mit dem Beginn bzw. dem Anstieg der photoperiodischen Sensibilität der Blätter zusammen.

Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft. Frau Rose Lange danken wir für ihre Mithilfe.

Literatur

Bogen, H. J.: Untersuchungen über Hitzetod und Hitzeresistenz pflanzlicher Protoplaste. Planta (Berl.) **36**, 298—340 (1948).

Bünning, E.: Endogene Aktivitätsrhythmen. In Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. II, S. 878—907. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1956.

Bünning, E.: Die physiologische Uhr. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1958.

Bünsow, R.: Endogene Tagesrhythmik und Photoperiodismus bei *Kalanchoë blossfeldiana*. Planta (Berl.) **42**, 220—252 (1953).

Christophersen, J., u. H. Precht: Die Bedeutung des Wassergehaltes der Zelle für Temperaturanpassungen. Biol. Zbl. **72**, 104—119 (1953).

Denffer, D. v.: Über die photoperiodische Beeinflußbarkeit von Habitus und Sukkulenz bei einigen *Crassulaceen*-Arten. Jb. wiss. Bot. **89**, 543—573 (1941).

Fischer, H.: Über protoplasmatische Veränderungen beim Altern von Pflanzenzellen. Protoplasma **39**, 661—676 (1950).

Garner, W. W., C. W. Bacon and H. A. Allard: Photoperiodism and relation to hydrogen-ion concentration of the cell sap and the carbohydrate content of the plant. J. agric. Res. **27**, 119—156 (1924).

Gulich, L.: Veränderungen in der Nucleinsäure-Fraktion grüner Blätter im Zusammenhang mit photoperiodischer Induktion. Planta (Berl.) **54**, 374—393 (1960).

Harder, R.: Notiz über die Abhängigkeit der Ausbildung der Blütenstände von der Größe der photoperiodisch behandelten Blattfläche bei *Kalanchoë bloßfeldiana*. Flora (Jena) **138**, 1—10 (1944).

Harder, R.: Über photoperiodisch bedingte Organ- und Gestaltbildung bei den Pflanzen (Untersuchungen an *Kalanchoë bloßfeldiana*). Naturwissenschaften **33**, 41—49 (1946).

Harder, R.: Über den Einfluß der Tageslänge nach der photoperiodischen Induktion auf die Infloreszenzen von *Kalanchoë bloßfeldiana*. Planta (Berl.) **42**, 19—29 (1953).

Harder, R.: Über photoperiodisch bedingte Hemmungen beim Zustandekommen des Blühens. Forsch. Fortschr. dtsch. Wiss. **28**, 129—134 (1954).

Harder, R., u. H. v. Witsch: Über den Einfluß der Tageslänge auf den Habitus, besonders die Blattsukkulenz, und den Wasserhaushalt von *Kalanchoë bloßfeldiana*. Jb. wiss. Bot. **89**, 354—411 (1941).

Hauschild, I.: Über die an der photoperiodischen Reaktion der Kurztagpflanzen beteiligten Vorgänge. Diss. math.-nat. Fakultät Göttingen 1943.

Henkel, P. A.: Über die Ursachen der Dürreresistenz einiger Xerophyten und Halophyten. [Russisch.] Bot. J. Moskau/Leningrad **34**, 461—473 (1949). Übersetzung in: Sowjetwiss., naturwiss. Abt. 1950.

Henkel, P. A., u. K. P. Margolina: Über die Ursachen der Resistenz der Sukkulenten gegen hohe Temperaturen. [Russisch.] Bot. J. Moskau/Leningrad **33**, 55—62 (1948).

Hibbard, A. D.: Photoperiodism and enzyme activity in the soybean plant. Univ. Missouri, Agricult. Exp. Stat. Res. Bull. **271**, 1—48 (1937).

Huber, B.: Der Wärmehaushalt der Pflanzen. Naturwiss. u. Landw. **17** (1935).

Koller, S.: Graphische Tafeln zur Beurteilung statistischer Zahlen. Darmstadt: Steinkopff 1953.

Lange, O. L.: Untersuchungen über Wärmehaushalt und Hitzeresistenz mauretanischer Wüsten- und Savannenpflanzen. Flora (Jena) **147**, 595—651 (1959).

Levitt, J.: The hardiness of plants. New York: Academic Press 1956.

Levitt, J.: Frost, drought, and heat resistance. In Protoplasmatologia, Bd. VIII/6. Wien: Springer 1958.

Madan, Ch. L.: Die Verteilung der freien Aminosäuren in der Pflanze und ihre Beeinflussung durch photoperiodische Induktion (Untersuchungen an *Kalanchoë blossfeldiana*). Planta (Berl.) **47**, 53—80 (1956).

Marklund, G.: Vergleichende Permeabilitätsstudien an pflanzlichen Protoplasten. Acta bot. fenn. **18**, 1—100 (1936).

Metzner, H.: Veränderungen der Blattproteine bei photoperiodischer Induktion. Planta (Berl.) **45**, 493—534 (1955).

Paech, K., u. F. Eberhardt: Altern und Zelltod. In Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. II, S. 908—936. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1956.

Richards, F. J.: On the use of simultaneous observations on successive leaves for the study of physiological change in relation to leaf age. Ann. Bot. **48**, 497—504 (1934).

Sachs, J.: Ueber die obere Temperatur-Gränze der Vegetation. Flora (Jena) **47**, 5—12 (1864).

Sapper, I.: Versuche zur Hitzeresistenz der Pflanzen. Planta (Berl.) **23**, 518—556 (1935).

Schwemmle, B., u. O. L. Lange: Endogen-tagesperiodische Schwankungen der Hitzeresistenz bei *Kalanchoë bloßfeldiana*. Planta (Berl.) **53**, 134—144 (1959a).

Schwemmle, B., u. O. L. Lange: Neue Beobachtungen über die endogene Tagesrhythmik. Nachr. Akad. Wiss. Göttingen, II. math.-phys. Kl. Nr 3, 29—35 (1959b).

Stålfelt, M. G.: The relation between the fluidity of the protoplasm and the insertion and function of the leaves. Physiol. Plantarum (Cph.) **7**, 354—374 (1954).

Werk, O.: Untersuchungen zum Dürreeffekt. 2. Mitt. Über den Kalium- und Calciumgehalt feucht und trocken gezogener Pflanzen. Flora (Jena) **141**, 312—355 (1954).

Dr. O. L. Lange, Dr. B. Schwemmle,
Botanische Anstalten der Universität Göttingen, Untere Karspüle 2

Planta 55, 226—234 (1960)

ZUM PROBLEM DER WUCHSSTOFF-QUERVERSCHIEBUNG BEI DER GEOTROPISCHEN INDUKTION

Von

L. Brauner und E. Appel

Mit 4 Textabbildungen

(Eingegangen am 12. Mai 1960)

I. Einführung

Durch die Untersuchungen von Reisener (1957, 1960) ist unsere bisherige, von Dolk (1930) und Dijkman (1934) begründete Vorstellung von der transversalen Wuchsstoffverlagerung bei der geotropischen Induktion einigermaßen zweifelhaft geworden. Reisener versorgte abgeschnittene Koleoptilen von der Basis her mit markierter Indolylessigsäure (IES), brachte sie dann in horizontale Reizlage und bestimmte schließlich die Verteilung des aufgenommenen Wuchsstoffs in der Koleoptile durch Messung der Radioaktivität ihrer oberen und unteren Hälfte. Obwohl die Pflanzen bereits deutlich geotropisch gekrümmt waren, ließ sich kein signifikanter Unterschied im C^{14}-Gehalt der Spalthälften nachweisen. Nun ist allerdings zu bedenken, daß die von Reisener verwendete methylen-C-markierte IES eine äußerst labile Verbindung ist, die in kürzester Zeit in Bruchstücke zerfällt, die nicht mehr Wuchsstoffcharakter besitzen (Bennet-Clark, mündliche Mitteilung). Zu ähnlich negativen Ergebnissen sind jedoch auch Ching u. Fang (1958) bei Verwendung von carboxyl-C^{14}-markierter IES gelangt, die wesentlich stabiler sein soll. — Dem stehen neue positive Befunde von Gillespie u. Briggs (1959) entgegen, die die alten Dolkschen Abfangversuche mit verbesserter Methodik an Maiskeimlingen wiederholten. Wurden die Koleoptilen von der Basis her längsgespalten und dann geotropisch induziert, so gab die Unterhälfte an ein basal angeklebtes Agarblöckchen beträchtlich mehr Wuchsstoff ab als die Oberhälfte, sofern die obersten 2 mm der Spitzenzone intakt belassen blieben. Bei vollkommener Spaltung des Organs dagegen wurde aus beiden Hälften die gleiche Menge erhalten. Daraus war zu schließen, daß die geotropische Reaktion durch eine transversale Ablenkung von Wuchsstoff oder möglicherweise eines „precursor" in der Spitzenregion vermittelt wird.

In Anbetracht der Wichtigkeit einer eindeutigen Entscheidung dieser Frage wurde die Beteiligung eines Wuchsstoffquertransports an der geotropischen Induktion durch einige neue Versuche überprüft.

II. Die geotropische Reaktion bei freiem und blockiertem Diffusionsweg

a) Methodik. Unsere erste Versuchsanordnung ging von einer Anwendung des bekannten Prinzips von BOYSEN JENSEN (1928) auf unser Problem aus. 96 Std alte 25—30 mm lange Haferkoleoptilen wurden vom Korn abgeschnitten und nach Entfernung ihres Primärblattes auf Glasstifte, die in einen Paraffinblock eingeschmolzen waren, aufgesteckt. Nunmehr wurden die Spitzen 2 mm tief eingespalten, und zwar bei einer Gruppe von Pflanzen in Richtung der kürzeren, bei einer anderen in Richtung der längeren Ellipsenachse des Querschnitts. In den Spalt wurde ein kleines Glimmerplättchen mit Gelatine eingekittet. Für jeden Einzelversuch wurden 10 so vorbereitete Pflanzen auf einen gemeinsamen Paraffinblock in 1 cm-Abstand aufgereiht.

Die geotropische Exposition erfolgte nach dem Prinzip von ANKER (1954) in einer mit Wasser gefüllten Cuvette, um auch den Einfluß von äußerer Auxinzufuhr

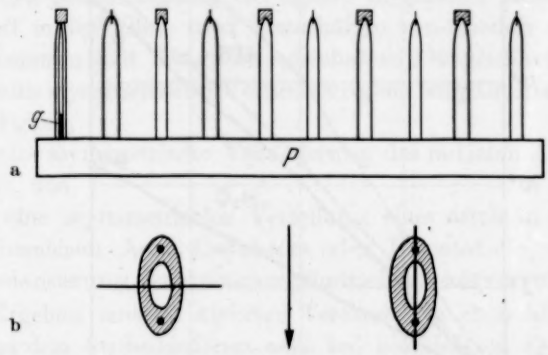

Abb. 1a u. b. a Präparierte Koleoptilen auf Paraffinblock (*P*) montiert. *g* Glasstift. b Die beiden Stellungen des Glimmerplättchens in der horizontal exponierten Koleoptilspitze. Pfeil: Richtung der Schwerkraft

unter vergleichbaren Bedingungen untersuchen zu können. Die Temperatur des Bades betrug stets 20° C. Zur Registrierung der sich entwickelnden Krümmungen wurden mittels einer 1 m entfernt aufgestellten roten Glühbirne Schattenbilder der Koleoptilen auf einen mit Transparentpapier bespannten Rahmen entworfen und in 30 min-Intervallen ausgemessen.

Die Koleoptilen wurden stets in diejenige Reizlage gebracht, bei der die Schwerkraft in der Richtung der längeren Querschnittsachse einwirkte. Dabei stand das Glimmerplättchen bei der einen Gruppe der Versuchspflanzen parallel mit der Schwerkraftsrichtung, bei der anderen senkrecht dazu. Der transversale „Diffusionsweg" war also im ersten Fall offen, im zweiten blockiert (Abb. 1).

b) Ergebnisse. Die Kurven 1 und 2 in Abb. 2 zeigen den Reaktionsverlauf. In beiden Fällen entwickelt sich eine geotropische Reaktion. Bei freiem Diffusionsweg haben sich die Koleoptilen am Ende des Versuchs nach 2 Std um 19,0° aufgekrümmt, bei blockiertem Diffusionsweg jedoch nur um 10,8°. Der Unterschied beträgt also etwa 76%. Diese Reaktionsdifferenz stellt nur einen Minimalwert dar: Die Versuchsbedingungen waren absichtlich so gewählt worden, daß eine unvermeidliche Fehlerquelle, die Verletzung der beiden Gefäßbündel der Koleoptile

bei Führung des Einschnitts in der Richtung der längeren Querschnittachse, nur bei vertikaler Stellung des Glimmerplättchens, also bei freiem Diffusionsweg als Hemmfaktor wirksam werden konnte. Die tatsächlich beträchtlich stärkere Beeinträchtigung der Aufkrümmung bei horizontaler Stellung des Plättchens konnte demnach nicht durch diesen sekundären Faktor verursacht worden sein. Wir werden auf diesen Punkt noch einmal ausführlicher zurückkommen. Vorher sei jedoch eine zweite

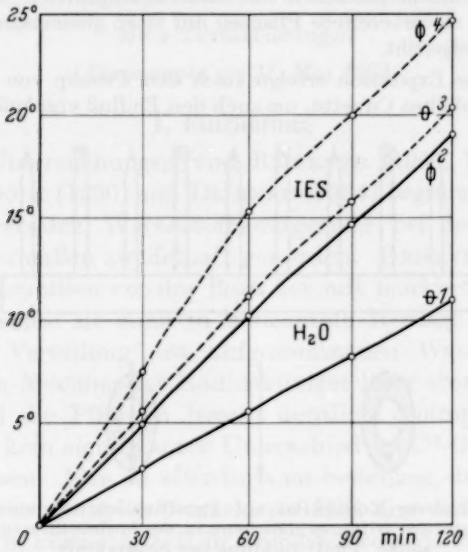

Abb. 2. Zeitlicher Verlauf der geotropischen Reaktion von Koleoptilen mit gespaltener Spitze bei den beiden Stellungen des Einschnitts. *1* und *2* Koleoptilen in Wasser; *3* und *4* Koleoptilen in 10^{-6} mol IES-Lösung (Kurven gestrichelt). Ordinate: Aufkrümmungswinkel; Abszisse: Zeit in Minuten

Versuchsreihe geschildert, in der die Pflanzen nicht in reinem Wasser, sondern in einem Wuchsstoffbad geotropisch exponiert worden waren. Als solches diente eine 10^{-6} mol Lösung des K-Salzes der Indolylessigsäure.

Hier entwickelt sich die Krümmungsreaktion bei beiden Stellungen des Einschnitts erheblich stärker (Abb. 2, Kurven 3 und 4):

Transversaler Diffusionsweg offen . . . . 24,6°
Transversaler Diffusionsweg blockiert . . . 20,3°
(2 Std-Werte, Mittel aus je 50 Einzelmessungen)

Wieder erscheint die geotropische Aufkrümmung bei Erschwerung der Transversaldiffusion geschwächt, der Unterschied gegenüber der Reaktion bei offener Diffusionsbahn ist hier jedoch viel geringer, er beträgt nur 17,5%.

Aus diesen Ergebnissen lassen sich bereits einige Schlüsse ziehen: Da sich die Längsspaltung der Spitzenzone stets stärker hemmend auf die geotropische Aufkrümmung auswirkt, wenn der durch das Glimmerplättchen verriegelte Spalt senkrecht zur Richtung der Schwerkraft steht, ist zunächst die ursprüngliche Annahme einer Querverschiebung eines Wirkstoffs in der Spitzenregion der gereizten Koleoptile auf direkte Weise bestätigt.

Nun reagiert aber die Basis auch bei Blockierung des Quertransports in der Spitze im Auxinbad verhältnismäßig stark, und selbst im Wasserbad noch schwach. Deshalb muß damit gerechnet werden, daß auch in ihr eine Polarisierung induziert wird, welche den aus der Außenlösung oder aus den beiden Hälften der Spitze in gleicher Menge zugeleiteten Wuchsstoff in der Ober- und Unterhälfte verschieden stark zur Auswirkung kommen läßt. Dabei ist zunächst an 3 Möglichkeiten zu denken:

1. an eine asymmetrische Veränderung der longitudinalen Zuleitungsgeschwindigkeit,

2. an eine asymmetrische Veränderung des radialen Auxinaufnahmevermögens, und

3. an eine asymmetrische Verteilung eines auch in der Koleoptilbasis vorhandenen Auxin-Cofaktors oder Hemmstoffs, die eine transversale Polarisierung der Auxinempfindlichkeit hervorrufen würde.

Das Ergebnis unseres zweiten Versuchs, in dem allseitige Auxinzufuhr aus dem Außenmedium auch bei blockiertem Quertransport in der Spitze ansehnliche Aufkrümmungen der induzierten Basis ermöglichte, spricht für eine entscheidende Beteiligung eines der letztgenannten beiden Faktoren an der Gesamtreaktion. Dabei läßt die Tatsache, daß im Auxinbad die Orientierung des Glimmerplättchens in der Spitze sich so viel weniger auswirkt, erkennen, wie entscheidend unter diesen Bedingungen das Eigenperzeptionsvermögen der Basis ist. Dies scheint die Reaktion zu sein, die Anker (1954) in seinen Versuchen mit dekapitierten Koleoptilen in reiner Form beobachtet hatte. Daß hier bei allseitiger Auxinzufuhr von optimaler Konzentration Krümmungen zustande kamen, die sich von denen intakter Koleoptilen in reinem Wasser kaum unterschieden, spricht wieder dafür, daß die geotropische Primärreaktion der Basis in einer transversalen Polarisierung der Auxinempfindlichkeit oder des Auxinaufnahmevermögens bestehen muß.

In unseren Versuchen, in denen die Spitze nicht entfernt, sondern nur längsgespalten war, addiert sich in reinem Wasser wie auch in der Auxinlösung zum Perzeptionseffekt der Basis noch der zweite Faktor, die Spitzeninduktion. Ihre Wirkung muß begreiflicherweise in Wasser viel deutlicher in Erscheinung treten als im Auxinbad, in dem der Effekt der direkten radialen Wuchsstoffaufnahme durch den Basalteil offenbar bei weitem überwiegt.

III. Einfluß der Verletzung der Gefäßbündel auf das Längenwachstum der Koleoptile

Wie schon erwähnt, wird bei der gewählten Versuchsanordnung das Reaktionsvermögen der Koleoptilen durch die Spaltung der Spitze stärker herabgesetzt, wenn der Schnitt in der Richtung der längeren Querschnittsachse verläuft. Diese Abhängigkeit des Effekts der Verwundung von der Schnittrichtung läßt sich noch viel eindeutiger aus Ermittlungen des Längenwachstums entsprechend vorbehandelter Koleoptilen erkennen.

Zu derartigen Versuchen wurden bewurzelte Pflanzen verwendet. Die Messungen wurden in der Dunkelkammer bei schwachem roten Licht mit dem Horizontalmikroskop vorgenommen. Als Kontrollen dienten gleich alte intakte Keimlinge.

Tabelle 1. *Einfluß der Spitzenspaltung auf das Längenwachstum.* $T = 23°$ C, relative Feuchte 50%. Mittelwerte aus je 20 Einzelmessungen

	Intakte Kontrollen	Schnitt		$100 \cdot \frac{b}{a}$
		a) zwischen den Gefäßbündeln	b) durch die Gefäßbündel	
mm-Zuwachs in 150 min	2,65	ohne Glimmereinlage . . . 2,29	2,20	96,1
		mit Glimmereinlage . . . 1,98	1,58	79,8

Aus diesen Zahlen ist zu ersehen, daß die wachstumshemmende Wirkung des Spitzeneinschnitts stets größer ist, wenn die Spaltebene *durch* die Gefäßbündel verläuft. Während diese Differenz jedoch ohne Glimmereinlage nur etwa 4% beträgt, wird sie durch das Einsetzen des Plättchens in den Schnitt auf etwa 20% erhöht.

Eine Analyse dieses interessanten Effekts steht noch aus. Für unser gegenwärtiges Problem mag der Nachweis genügen, daß der in den Hauptversuchen beobachtete Unterschied in der geotropischen Aufkrümmung bei offenem und bei blockiertem Diffusionsweg nicht durch den sekundären Faktor des richtungsabhängigen Wundeffekts vorgetäuscht, sondern durch ihn höchstens abgeschwächt worden ist.

IV. Auxinabfangversuche

Schließlich sei noch über einen Versuch berichtet, der den transversalen Wuchsstofftransport in der geotropisch gereizten Koleoptilspitze direkt festzustellen gestattet.

a) Methodik. Koleoptilen wurden an ihrer Spitze wieder 2 mm tief zwischen den Gefäßbündeln gespalten. Sodann wurde durch einen seitlichen Einschnitt eine der beiden Symmetriehälften der Spitze entfernt. In den so entstandenen Winkel wurde schließlich ein Agarwürfel von 2 mm Kantenlänge eingesetzt (Abb. 3).

Derart vorbereitete Koleoptilen wurden nunmehr 60 min lang horizontal gestellt, und zwar stets so, daß das Agarblöckchen *nach unten* gekehrt war. Nach der Exposition wurden die Pflanzen wieder aufgerichtet und verblieben in dieser Lage weitere 30 min. Zum Vergleich dienten stets Koleoptilen, die von Anfang an in der Vertikalstellung belassen worden waren. In beiden Fällen verblieben

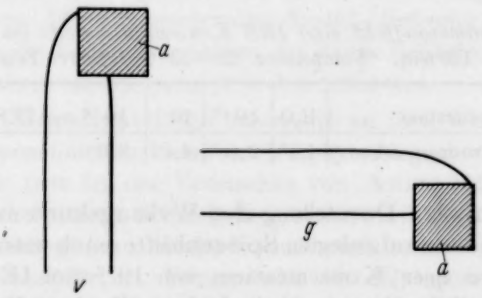

Abb. 3. Versuchsanordnung zur Messung der seitlichen Auxinabgabe der ungereizten (*v*) und der geotropisch gereizten Spitzenhälfte (*g*). *a* Agarwürfel

die Agarwürfel also 90 min lang in Kontakt mit der Spitze. Sodann wurden sie nach dem Went-Krümmungstest auf ihren Wuchsstoffgehalt geprüft. Die dazu benötigten Testkoleoptilen wurden nach der Dekapitierung zunächst zur Beseitigung ihres eigenen Wuchsstoffes 30 min lang bei 70% Feuchte im Dunkeln stehengelassen. Dann wurden die zu prüfenden Agarwürfel einseitig aufgesetzt und die induzierten Krümmungen 2 Std lang verfolgt.

b) Ergebnisse. Die Tabelle 2 zeigt das Ergebnis.

Tabelle 2. *Bestimmung der seitlichen Wuchsstoffabgabe vertikaler (v) und geotropisch exponierter Koleoptilspitzenhälften (h) mittels des Went-Testes.* Temperatur 22—23°C. Mittelwerte aus je 50 Einzelmessungen.

	Verlauf der Krümmungen der Testkoleoptilen			
	30 min	60 min	90 min	120 min
v:	0,3 ± 0,3	0,7 ± 0,3	0,3 ± 0,4	1,0 ± 0,5°
h:	1,5 ± 0,3	2,6 ± 0,4	4,0 ± 0,4	4,2 ± 0,8°

Aus diesen beiden Zahlenreihen ist deutlich zu ersehen, daß die Spitzenhälfte aus ihrer Längsschnittfläche in der Vertikalstellung fast keinen Wuchsstoff abgibt, während sie in der Horizontalstellung nach unten hin verhältnismäßig beträchtliche Mengen ausscheidet. Dieser Effekt ist statistisch gut gesichert.

Zur Ermittlung der Größenordnung der jeweils aufgenommenen Wuchsstoffmenge wurde schließlich an entsprechenden Testkoleoptilen der Krümmungseffekt einiger definierter IES-Konzentrationen bestimmt. Dazu wurden Agarwürfel in eine IES-Konzentrationsreihe verteilt und nach 90 min Einwirkungsdauer Koleoptilstümpfen einseitig

aufgesetzt. Die sich entwickelnden Krümmungen wurden wieder nach 120 min registriert.

Bei den entscheidenden Konzentrationsstufen wurden die folgenden Reaktionen beobachtet.

Tabelle 3. *Krümmungseffekt einer IES-Konzentrationsreihe im Went-Test.* Reaktionszeit 120 min. Temperatur 22—23° C, relative Feuchte 70%

Konzentration	H_2O	10^{-8}	10^{-7}	10^{-6} mol IES
Krümmungswinkel	1,0°	2,0°	4,4°	8,0°

Aus der graphischen Darstellung der Wirkungskurve ist zu ersehen, daß die von der horizontalgelegten Spitzenhälfte nach unten abgegebene Auxinmenge etwa einer Konzentration von 10^{-7} mol IES entspricht, während bei Vertikalstellung praktisch kein Wuchsstoff in den Agar eintritt (Abb. 4).

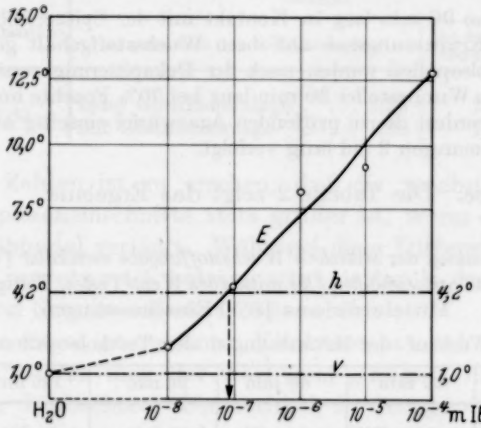

Abb. 4. Graphische Ermittlung der seitlich abgegebenen Auxinmenge aus der Eichkurve des Went-Tests (E). Ordinate: Krümmungwinkel; Abszisse: Auxinkonzentrationen in Mol. h Koleoptile horizontal, v Koleoptile vertikal

Es ist vielleicht bemerkenswert, daß 10^{-7} bis 10^{-6} mol IES der Konzentrationsbereich ist, in dem Anker (1954) an dekapitierten Koleoptilen im Heteroauxinbad den maximalen Krümmungseffekt beobachtet hatte.

V. Diskussion

Die geschilderten Versuche lassen deutlich erkennen, daß bei der Haferkoleoptile die geotropische Polarisierung zu zwei grundsätzlich verschiedenen physiologischen Veränderungen führt: in der Spitzenzone zu einer transversalen Ablenkung des Wuchsstoffstromes, im basalen

Teil dagegen zu einer Asymmetrie des Ansprechens auf allseitig zugeleitetes Auxin. Das Verhalten der Koleoptilbasis entspricht also grundsätzlich dem des früher untersuchten *Helianthus*-Hypokotyls (Brauner u. Hager 1958). In der intakten Koleoptile führt die Basisreaktion unter natürlichen Bedingungen zu einer Verstärkung der Folgen der Spitzenreaktion: Die asymmetrische Auxinbelieferung durch die Spitze kommt durch die Eigenpolarisation der Basis beträchtlich kräftiger zur Auswirkung als in einem symmetrischen Substrat.

Die beiden Grundreaktionen lassen sich in ihrer Wirkung verhältnismäßig leicht voneinander trennen. Die physiologische Polarisierung der Koleoptilbasis tritt in den Versuchen von Anker (1954) und de Wit (1957) in reiner Form in Erscheinung, in denen dekapitierte, wuchsstofffreie Haferkeimlinge im Auxinbad annähernd normale geotropische Aufkrümmungen ausführten. Ferner wird die Eigenperzeption der Basis an den in dieser Studie beschriebenen Reaktionen des nichtdekapitierten Organs bei blockierter Spitze erkennbar. — Daß diese Komponente der Perzeption auch bei Koleoptilen nicht an die Gegenwart von Wuchsstoff gebunden ist, wird in einer anderen, eben abgeschlossenen Untersuchung noch begründet werden.

Die unmittelbaren Folgen der Spitzenperzeption überwiegen dagegen im bekannten Versuch von Fr. Darwin (1899), in dem Paniceenkeimlinge durch Befestigung ihrer Spitze freischwebend geotropisch exponiert werden. Das in dieser Lage erzwungene Andauern der Asymmetrie des Auxinabstroms führt hier zu drastischen Überkrümmungsbewegungen der freien Basis, die durch die gegensinnige Eigenperzeption dieser Zone nicht zum Stillstand gebracht werden können.

Zusammenfassung

1. Durch Anwendung des Boysen Jensenschen Versuchsprinzips ließ sich zeigen, daß die geotropische Induktion bei Haferkeimlingen eine transversale Wuchsstoffverlagerung in der Spitze verursacht. Die Versuchspflanzen wurden am Gipfel 2 mm tief eingeschnitten und die Spalthälften durch ein eingesetztes Glimmerplättchen voneinander getrennt gehalten.

2. Bringt man die so vorbereiteten Koleoptilen im Wasserbad in geotropische Reizlage, so krümmen sie sich erheblich stärker auf, wenn der Spalt in der Vertikalebene liegt als bei dessen Horizontalstellung, in der er die Wuchsstoffverschiebung blockiert (2 Std-Reaktionswerte: 19,0 bzw. 10,8°).

3. Werden die Pflanzen in gleicher Weise in einem 10^{-6} mol IES-Bad exponiert, so entwickelt sich die geotropische Aufkrümmung bei beiden Stellungen des Spaltes stärker als im Wasser. Andererseits macht sich jetzt

die Wirkung der Querblockierung viel weniger bemerkbar (2 Std-Reaktionswerte: 24,6 bzw. 20,3°). Daraus ist zu schließen, daß die Reizlage auch in der Basis eine Polarisierung induziert, welche die Ober- und Unterhälfte des Organs auf gleiche Auxinzufuhr verschieden stark reagieren läßt.

4. Zum direkten Nachweis der transversalen Wuchsstoffverschiebung in der geotropisch induzierten Spitze wurde durch 2 Einschnitte eine ihrer Symmetriehälften entfernt. In den entstandenen Winkel wurde zur Aufnahme des von der Längsschnittfläche abgegebenen Wuchsstoffs ein Agarwürfel eingesetzt. Nach 90 min langem Kontakt wurde der Auxingehalt der Würfel mit dem Wentschen Krümmungstest ermittelt. Es ergab sich, daß die verbliebene Spitzenhälfte in Vertikalstellung seitlich fast keinen Wuchsstoff ausscheidet; in der Horizontallage dagegen wird nach unten eine Auxinmenge abgegeben, die annähernd 10^{-7} mol IES entspricht.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danken wir für die Unterstützung unserer Untersuchungen.

Literatur

Anker, L.: A comparative study on the recovery of the geotropic response of decapitated *Avena* coleoptiles by indole acetic acid, indole acetonitrile, and naphtyl acetic acid. Proc. kon. ned. Akad. Wet., Ser. C **57**, 304—316 (1954).

Boysen Jensen, P.: Die phototropische Induktion in der Spitze der *Avena*coleoptile. Planta (Berl.) **5**, 464—477 (1928).

Brauner, L., u. A. Hager: Versuche zur Analyse der geotropischen Perzeption. I. Planta (Berl.) **51**, 115—147 (1958).

Ching, I. M., and S. C. Fang: The redistribution of radioactivity in geotropically stimulated plants pretreated with radioactive indole acetic acid. Physiol. Plantarum (Cph.) **11**, 722—727 (1958).

Darwin, Fr.: On geotropism and the localisation of the sensitive region. Ann. Bot. **13**, 567—574 (1899).

Dijkman, M. J.: Wuchsstoff und geotropische Krümmung bei *Lupinus*. Rec. Trav. bot. néerl. **31**, 391—450 (1934).

Dolk, H. E.: Geotropie en groeistoff. Diss. Utrecht 1930, S. 1—229.

Gillespie, B., and W. R. Briggs: Lateral movement of auxin during geotropic response of corn coleoptiles. Abstr. Intern. Bot. Congr. Montreal 1959, Vol. II, p. 133 (1959).

Reisener, H. J.: Versuche zum Geotropismus mit radioaktiver β-Indolylessigsäure. Naturwissenschaften **44**, 120 (1957).

Reisener, H. J., u. H. Simon: Weitere Geotropismus-Versuche mit radioaktiver β-Indolylessigsäure (IES-2-C^{14}). Z. Bot. **48**, 66—70 (1960).

Wit, J. L. de: Growth substance relations in the *Avena* coleoptile, studied by means of geotropic response. Acta bot. neerl. **6**, 1—45 (1957).

Prof. Dr. L. Brauner,
Botanisches Institut der Universität, München 19, Menzinger Straße 67

Aufnahmebedingungen

Die Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören und wissenschaftlich Neues bringen. Arbeiten, die ausschließlich praktischen Zwecken dienen, scheiden aus.

Bei Arbeiten aus Instituten ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben und völlig druckfertig sein; andernfalls sind Verzögerungen im Erscheinen unvermeidlich. Korrekturen im Satz müssen auf das sachlich Notwendige beschränkt werden.

Für die Rechtschreibung ist die „Wissenschaftliche Rechtschreibung nach JANSEN" maßgebend, mit der die Schreibung der Termini im „Handwörterbuch der Naturwissenschaften" (Jena 1931—1934) im wesentlichen übereinstimmt. Wenn nötig, wird die Angleichung durch die Herausgeber bzw. durch die Druckerei vorgenommen.

Die Darstellung soll möglichst kurz sein. Ergebnisse dürfen nicht gleichzeitig in Tabellen- und Kurvenform dargestellt werden.

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, insbesondere die Reproduktion von Photographien. Einzelfiguren einer Abbildung sind, falls es sich um Vorlagen für Strichätzungen handelt, wenn möglich so zusammenzustellen, daß sie in *einem* Klischee bei gleicher Verkleinerung reproduziert werden können. Buchstaben u. a. sind mit Bleistift beizufügen.

Die Texte zu den Abbildungen sind auf eigenem Blatt gesammelt beizugeben.

Bei einleitenden Literaturbesprechungen soll möglichst auf zusammenfassende Darstellungen verwiesen und nur das zum unmittelbaren Verständnis Notwendige gebracht werden.

Der Arbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse (höchstens 1 Seite) anzufügen, die in Deutsch oder Englisch oder Französisch abgefaßt sein kann.

Zu den Literaturverzeichnissen: Bei Zeitschriftenartikeln sollen der Titel sowie erste und letzte Seite angegeben werden. In den Titeln von Büchern aller Sprachen sollen, zur Kennzeichnung gegenüber Artikeln in Zeitschriften, Substantiva wie Adjektiva groß, dagegen in den Abkürzungen von Zeitschriftentiteln die Substantiva groß und die Adjektiva klein geschrieben werden (z. B. Cell Res., aber cell. Physiol.).

Papier-Chromatographie in der Botanik

Bearbeitet von zahlreichen Fachgelehrten. Herausgegeben von H. F. LINSKENS

Zweite, erweiterte Auflage

Mit 124 Abbildungen und 2 Farbtafeln. XVI, 408 Seiten Gr.-8°. 1959. Ganzleinen DM 58,–

AUS DEN BESPRECHUNGEN

„Die 2. Auflage des vorliegenden Werkes spiegelt nicht nur die chromatographischen Fortschritte der chemisch-analytischen Pflanzenuntersuchung, sondern auch das rasch um sich greifende Interesse an der Papierchromatographie selbst. Die Fülle des hinzugekommenen Tatsachenmaterials machte es notwendig, den Umfang des Werkes von rund 250 Seiten auf etwa 400 zu erweitern. Die Folge davon ist eine noch stärkere Spezialisierung und das Anwachsen des Mitarbeiterstabes von 13 auf 18, bei denen es sich durchgehend um an der Peripherie der Forschung stehende Experten handelt. Dies ermöglicht dem Herausgeber, selbst Sachbearbeiter mehrerer Kapitel, den Benutzern papierchromatographischer Methoden ein Buch in die Hand zu geben, das die Sichtung der weit verstreuten Originalliteratur erspart, indem es gestattet, unmittelbar den Weisungen des Textes zu folgen, zumal vor allem solche Methoden Aufnahme fanden, deren Arbeitsgang sich bereits bewährt hat. Gleichwohl ist jedem Abschnitt ein besonderes Schrifttumsverzeichnis beigefügt..." *Zeitschrift für Pflanzenernährung*

SPRINGER-VERLAG · BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Die Geschichte des Menschen

Von Professor Dr. G. H. R. von Koenigswald,
o. Professor für Stratigraphie und Paläontologie an der Universität Utrecht (Holland)

(Verständliche Wissenschaft, Naturwissenschaftliche Abteilung,
herausgegeben von
Professor Dr. Karl von Frisch, München

Vierundsiebzigster Band)

Mit 88 Abbildungen. VIII, 148 Seiten Kl.-8°. Ganzleinen DM 8,80

INHALTSVERZEICHNIS

1. Teil: Das Problem der menschlichen Entwicklung. Die geologische Zeit. Die Differenzierung der Wirbeltiere. Stammbäume: Vom Eohippus zum Pferd und vom Moeritherium zum Elefanten · 2. Teil: Die Primaten. Rahmen und Kriteria der menschlichen Entwicklung · 3. Teil: Die fossilen Menschenaffen. Die Australopithecus-Funde. Die Pithecanthropus-Funde. Die Neanderthaler und das Entstehen des Homo sapiens · 4. Teil: Die Entwicklung zum Menschen. Die Entwicklung der Kultur · Literatur · Autoren- und Sachverzeichnis.

ZUR INFORMATION

Die Geschichte des Menschen hebt nicht erst wenige Tausend Jahre v. Chr. an, wie vor nicht langer Zeit auf Grund allzu wörtlicher Auslegung der Bibel allgemein geglaubt wurde, sondern sie erstreckt sich durch riesige Zeiträume zurück, bis in die älteste Eiszeit, ja bis ins Tertiärzeitalter. Wie man darauf gekommen ist, unter welchen Voraussetzungen, mit welchen Methoden man das bewiesen hat, will der Autor in diesem Buche zeigen. Die anregende Schilderung gibt den neuesten Stand der Forschung wieder und zeigt, zu welcher großartigen Erweiterung unseres Wissens die exakte Auswertung relativ seltener, weit verstreuter Funde geführt hat.

SPRINGER-VERLAG · BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg
Printed in Germany